



TITLE:

人為攪乱が卓越する環境における ウダイカンバ個体群の維持機構に 関する研究(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

大住, 克博

CITATION:

大住, 克博. 人為攪乱が卓越する環境におけるウダイカンバ個体群の維持機構に関する研究. 京都大学, 2002, 博士(農学)

ISSUE DATE:

2002-01-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r10871>

RIGHT:

人為攪乱が卓越する環境における

ウダイカンバ個体群の維持機構に関する研究

大住克博

人為攪乱が卓越する環境における
ウダイカンバ個体群の維持機構に関する研究

大住克博

| 目 次 | 頁 |
|--------------------------------|----|
| 1. はじめに | 1 |
| 1.1. 研究の背景および目的 | 1 |
| 1.2. ウダイカンバの種特性 | 2 |
| 1.3. ウダイカンバの施業技術研究の流れ | 2 |
| 1.4. 本研究の枠組み | 4 |
| 2. ウダイカンバとシラカンバの二次的景観内における共存機構 | 6 |
| 2.1. 本章の目的 | 6 |
| 2.2. 調査地および調査方法 | 7 |
| 2.2.1. 調査の概要 | 7 |
| 2.2.2. 分布の立地解析 | 8 |
| 2.2.2.1. 両種の分布 | 8 |
| 2.2.2.2. 自然立地の読み取り | 8 |
| 2.2.2.3. 過去の土地利用 | 8 |
| 2.2.2.4. 立地依存性の統計解析 | 9 |
| 2.2.3. 生活史特性 | 11 |
| 2.2.3.1. 埋土種子の発芽試験 | 11 |
| 2.2.3.2. 播種試験と実生の消長調査 | 11 |
| 2.2.3.3. 繁殖開始齢 | 11 |
| 2.2.3.4. 寿命 | 11 |
| 2.3. 結果 | 11 |
| 2.3.1. 分布とその立地解析 | 11 |
| 2.3.2. 生活史 | 15 |
| 2.3.2.1. 種子バンクの形成能力 | 15 |
| 2.3.2.2. 実生の生残 | 15 |
| 2.3.2.3. 繁殖開始齢および結実サイズ | 17 |
| 2.3.2.4. 寿命 | 17 |
| 2.4. 考察 | 17 |
| 2.4.1. 両種の分布に強く連関する過去の土地利用 | 17 |
| 2.4.2. 土地利用から推定される過去の攪乱様式 | 20 |
| 2.4.3. 両種生活史特性の類似と相違 | 21 |
| 2.4.4. 景観レベルで両種のカンバの分布が決定する過程 | 23 |
| 2.4.5. 天然更新施業への示唆 | 26 |
| 3. ウダイカンバの実生の発生と埋土種子の役割 | 27 |
| 3.1. 本章の目的 | 27 |

| | |
|--------------------------------|----|
| 3.2. 調査地および調査方法 | 28 |
| 3.2.1. 種子散布数と実生発生数 | 28 |
| 3.2.1.1. 試験地 | 28 |
| 3.2.1.2. 試験方法 | 28 |
| 3.2.2. 埋土種子集団 | 30 |
| 3.2.2.1. 調査地および調査方法 | 30 |
| 3.3. 結果 | 30 |
| 3.3.1. 種子の落果と実生の発生 | 30 |
| 3.3.2. 埋土種子集団 | 32 |
| 3.4. 考察 | 35 |
| 4. ウダイカンバ実生の消長と死亡要因 | 37 |
| 4.1. 本章の目的 | 37 |
| 4.2. 調査地および調査方法 | 37 |
| 4.2.1. 調査地 | 37 |
| 4.2.2. 調査方法 | 39 |
| 4.2.3. 試料解析 | 39 |
| 4.3. 結果 | 40 |
| 4.3.1. 実生の死亡に与える立地条件および齢の影響 | 40 |
| 4.3.2. 実生の死亡要因 | 43 |
| 4.3.3. 実生の死亡様式の時間的空間的な不均一性 | 43 |
| 4.3.4. 実生のサイズと死亡 | 46 |
| 4.4. 考察 | 46 |
| 4.4.1. ウダイカンバ実生の定着と立地条件 | 46 |
| 4.4.2. ウダイカンバの実生バンクの時間的空間的不安定さ | 48 |
| 4.4.3. 実生が小型であることのリスク | 48 |
| 5. 伐採と造林作業に伴うカンバ類の発生サイトの変化 | 50 |
| 5.1. 本章の目的 | 50 |
| 5.2. 調査地および調査方法 | 51 |
| 5.2.1. 調査地 | 51 |
| 5.2.2. 伐採から造林までの過程で林地に加えられた作業 | 51 |
| 5.2.3. 調査方法 | 54 |
| 5.3. 結果 | 54 |
| 5.3.1. A_0 層の変化 | 54 |
| 5.3.2. 植生の変化 | 57 |
| 5.3.3. カバノキ属実生の発生量 | 57 |
| 5.4. 考察 | 60 |

| | |
|-------------------------------|----|
| 5.4.1. 林床状態の経年変化 | 60 |
| 5.4.2. 更新作業とカバノキ属の好適発芽サイトの発生 | 62 |
| 6. 人工林の下刈り作業が進出した広葉樹の消長に与える影響 | 62 |
| 6.1. 本章の目的 | 62 |
| 6.2. 調査地及び調査方法 | 62 |
| 6.2.1. 調査地 | 62 |
| 6.2.2. 試験方法 | 63 |
| 6.2.3. 解析方法 | 63 |
| 6.3. 結果 | 65 |
| 6.3.1. 調査期間中の植生の変化と稚樹の動態 | 65 |
| 6.3.2. 進出した広葉樹稚樹の消長に影響を与えた要因 | 67 |
| 6.4. 考察 | 70 |
| 6.4.1. ウダイカンバ稚樹個体群に与える下刈りの影響 | 70 |
| 6.4.2. ブナ、ホオノキの稚樹個体群の消長 | 71 |
| 7. 結論 | 72 |
| 7.1. 立地に強く結びついた更新初期課程 | 72 |
| 7.2. 土地利用に影響された景観スケールでの分布 | 74 |
| 7.3. 施業上の留意点 | 75 |
| 謝 辞 | 77 |
| 引用文献 | 78 |

1. はじめに

1.1. 研究の背景および目的

本研究は、北日本の冷温帯林における代表的な先駆樹種であるウダイカンバを主たる対象樹種として、人為攪乱が卓越する環境における広葉樹先駆樹種の生態を解明し、森林管理技術の向上に貢献する情報を提供することを目的とする。

先駆的な樹種は、多産性や高い種子散布能力、高い初期成長量を備えることで、攪乱跡地に広範囲に進入し、早急に成林していく。通常、先駆樹種の発芽は、林冠ギャップ内あるいは疎開地に限られていて、その実生は林冠下の被陰を受けた状態では長期間生存しないという特徴をもつ (Swaine and Whitmore, 1988)。カンバ類やヤナギ類などの代表的な広葉樹先駆種は、山火事や河川の氾濫跡地、あるいは崩壊地などにおける遷移初期の優占種となっている (鈴木, 1988; 新山, 1995)。彼らはまた、攪乱を更新の機会としてとらえる能力に長けているため、造林地や放棄農地、あるいは放棄草地など、森林に対する攪乱を伴う、様々な人の土地利用が卓越する景観内においても、主要な構成種となっている。

国内における冷温帯の広葉樹の研究は、天然林施業の盛んな北海道や、針葉樹人工林化を基本とした拡大造林が行き詰まった 1970 年代以降の本州で行われてきた。その中で、まずブナやミズナラなど、冷温帯林における極相種的な樹種の天然更新や林分管理方法が検討されたが (e.g. 今田, 1972; 片岡, 1982; 前田ほか, 1985)、先駆的な樹種についても、カンバ類の天然更新施業体系が、北海道を中心に提案されてきた (中野・村井, 1970)。しかし大規模な攪乱跡地への一斉更新という更新様式が、大変明快で単純に見えることも手伝い、更新の機構や過程の生態学的な解析は、詳細にはおこなわれていない。例えばカバノキ属の種は、先駆種の常として林冠下では更新できないことがよく知られているが (e.g. Jarvis, 1957; Marquis et al., 1964 竹内, 1966; 狩野・小見山, 1994)、それは具体的には、種子から稚樹までの更新初期課程のどの段階で、どのような要因と機構により死亡が起こり、更新が妨げられているためであろうか? 一方で、針葉樹の造林地にはしばしば大量に進入することが観察されているが (長谷川, 1992)、造林地はカバノキ属の更新に特に好適な属性を持つのであろうか? また、先駆種には多数の樹種が存在するが、先駆種としての戦略は、それぞれ異なるのであろうか。カバノキ属にも、シラカンバやウダイカンバなどの多くの先駆的な種が含まれ (Tabata, 1966)、それらは、時に同一景観内に共存することが観察される。ヤナギ類で明らかにされているような (Niiyama, 1990) ニッチの分画と整理は可能なのであろうか? またそれは、それぞれの種の分布を、どのように説明し得るのであろうか?

本研究は、当初、ウダイカンバのより確実な天然更新技術を開発する目的で開始した。しかしその後、天然林の急速な減少とともに、本州においては高海拔地帯の奥地林の伐採

は終焉し、現在では、ウダイカンバの天然更新施業が一般的に行われているわけではない。とはいえ、依然ウダイカンバは、造林地など冷温帯域の人為攪乱の卓越する景観における主要な構成樹種である (e.g. 阪上, 1984; 大住ほか, 1985; 長谷川, 1998)。また近年は、木材生産を目的とする森林においても多様な機能が求められるようになり、広葉樹の果たす役割が再評価されつつある。したがって、ウダイカンバの人為影響下での生態を明らかにし、広い空間スケールでの景観内における分布パターンから、微小な空間スケールでの好適更新サイトまで、ウダイカンバが成立する条件を明確する作業は、森林についての生態学的な理解を深めることに役立つのみならず、森林管理技術の向上にとっても貢献するであろう。

1.2. ウダイカンバの種特性

ウダイカンバ (*Betula maximowicziana* Regel.) は、カバノキ科カバノキ属の高木で、中部地方から北海道にかけての冷温帯に広く分布する (大井, 1965)。多くのカバノキ属の種と同様に、先駆的な更新様式を持ち、小型で飛散能力の高い風力散布種子を多産し (柳沢, 1961)、秋から冬にかけて散布を行う。種子生産量は比較的大きな年変動を示し、豊作の頻度は3年に一度以下である (佐々木, 1985; 水井, 1991; Osumi and Sakurai, 1997)。種子は土中で長く生存する能力を持つ (佐々木ほか, 1990; Osumi and Sakurai, 1997)。初期成長速度が大きく (渡邊, 1985)、大規模な攪乱跡に進入して、しばしば一斉林を形成する (e.g., 大住ほか, 1985; 一, 1986; 鈴木, 1988)。ウダイカンバは潜伏芽を欠くため、萌芽は側芽からの立ち上がりに限られており、成長して、幹の低い位置に側芽や、側芽を持つ枝が無くなった後の萌芽能力は低い (渡辺ら, 1992; 長谷川, 1998)。近縁なシラカンバとの比較では、光補償点が低く (Koike and Sakagami, 1985)、やや耐陰性が高いものの陰樹ではなく (小池, 1987; 藤村ほか, 1988)、林冠下で永続的な実生バンクを形成しない (竹内, 1966)。また、光合成適温範囲の上限がやや低い (Koike and Sakagami, 1985)。湿性の立地を好み、谷沿いに多く分布すると指摘されている (Tabata, 1964)。これらのことから、シラカンバよりも環境適応性が低いと考えられる。淡紅褐色の散孔材で、家具材、内装材として重用され評価が高い。

1.3. ウダイカンバの施業技術研究の流れ

北海道では、山火再生林などにカンバ林が広大に存在することもあり、早くからダケカンバを中心的な対象樹種として、カンバ類の天然更新施業方法の研究が進んだ。この中で、種子散布、更新好適サイトなど更新初期過程における基本的な課題の検討と整理が行われ、地表を掻き起こしを取り入れた皆伐母樹保残法が提案されている (函館営林局・林業試験場北海道支場, 1968; 中野・村井, 1970; 青柳, 1983; 伊藤ほか, 1992)。また、ウダイカンバについても、ほぼこれに準じた取り扱いでよいと理解されてきた (中野・村井, 1970)。一方、本州では竹内 (1966) が、北上山地に分布するウダイカンバ二次林を観察し、北海

道と同様に、林冠の疎開と地表の地掻きを組み合わせた天然更新法を提案している。また、1980年代に入ってから、天然更新施業の更新初期課程における更新サイトや種子散布などの諸問題について、生態学的な手法で解釈しなおす研究も見られるようになった（石塚ほか，1982；一，1985；水井，1990）。

カンバ類の施業に関するもう一つの関心は、造林地に進入したウダイカンバの取り扱いであり、1970年代以降、頻繁に取り上げられるようになる。その背景としては以下のことが考えられる。ひとつには1950年代後半から大規模に進められた天然林から針葉樹人工林への転換を中心とした拡大造林が、やがて高標高地域に及ぶようになるとともに、植栽木の成林率の低下が問題となり始めたことである。今ひとつには、1970年代に入り天然林の減少により広葉樹資源の枯渇が間近に予測され、森林生態系保護についての社会の関心が高まり、さらに、森林の持つ木材生産以外の機能が重要視されるようになっていく中で、林政審議会答申（1972）として「国有林にける新たな森林施業」の通達が出されるなど、天然林の皆伐とその後の針葉樹一斉造林という、それまでの原則的なシステムの再検討が始まったことである。その流れの中で、従来は植栽木との競合を避けるため、除伐の対象とされてきた進入した広葉樹を、植栽木との混交林造成のための資源として検討するようになってきたのである。

造林地にウダイカンバが侵入した例は多数知られていて、北海道のトドマツ造林地（e.g. 千葉，1979；今井ほか，1981；阿部，1990）から、中部地方のスギ造林地（阪上，1984；小谷・矢田，1989；長谷川，1992）やヒノキ造林地（原ほか，1995）まで広い地域に及んでおり、中でも拡大造林において盛んに造成されたカラマツ造林地に進入した事例についての報告が多い（e.g. 上田ほか，1984；藤原・菊地，1987；田村ほか，1988；山崎，1990）。このような進入したウダイカンバについての研究は、進入木の成長や植栽木との競合（e.g. 千葉，1979；石塚ほか，1985；阿部，1990；猪瀬ほか，1991）、除伐、間伐などの密度調整の効果（e.g. 遠軽営林署，1986；橋詰，1991；犬飼ほか，1995；滝谷ほか，1997）を焦点に当てて行われ、またその経済的な評価が行われてきた。これらの報告では、ウダイカンバが旺盛な成長により、しばしば植栽木を上回る樹高を示すことが示され、それを受けて、植栽木の成長確保や、ウダイカンバ自体の肥大成長調整のための除間伐実施の効果が、事例的に検討されている。一方、長谷川（1992；1998）は、下刈り除伐などの人工林の保育作業が進入したウダイカンバの消長に及ぼす影響を、生態学的な視点を援用して解析し、管理のためには、萌芽特性など、ウダイカンバの生態についての理解が必要であると指摘した。

以上のように、ウダイカンバの施業技術に関する研究は、更新から成林に至る過程を中心に進められてきた。しかし、過去の報告は現象の記述にとどまるものが多い。今後は生態的な特性についての理解を深め、それを基に現象が発生する機構を明らかにし、施業技術に反映させていく作業が必要であろう。

1.4. 本研究の枠組み

本研究の枠組みは、大きく二つに分けられる。前半では、まず、北上山地中北部において、どのような立地でウダイカンバの更新を期待できるのかということを、広い空間スケール(>10000ha)で議論する。そのために、人為攪乱が卓越するこの地域の環境下でのウダイカンバのニッチを、近縁で、先駆的な更新を行う樹種として生態的にも類似したシラカンバとの比較を通して解析する。まず両種の分布を景観レベルで明らかにし、それぞれの種が依存する立地あるいは攪乱体制または土地利用を検討し、それらとそれぞれの種の生活史特性との対応を調べる。これらの研究については第2章で述べる。この章における各研究は、岩手県岩泉町釜津田地区から同県玉山村藪川地区にかけての地域で行った(図-1.1)。

後半では、ウダイカンバが造林地に頻繁に進入する現象を踏まえて、人工林施業という人為攪乱下での、ウダイカンバの更新初期過程を検討する。この地域でウダイカンバの更新が最も盛んに観察される立地であるカラマツ造林地において、散布から発芽、下刈り期を経て植栽木と混交していくまでのウダイカンバ自然個体群の動態を、個体識別により野外で数年間にわたり追跡した結果を述べる。空間的広がりとしては、実際にウダイカンバの更新が起きている個別の場所における、小スケール内での事象を扱ったものである。第3章においては、上木による被陰や地表のリターの集積など、種子の散布と実生の発生に及ぼす立地環境の影響や、埋土種子バンクが更新に果たす貢献についての評価を行う。発生した実生の消長と死亡要因、またそれに与える立地の影響については第4章で扱う。第5章では、伐採から針葉樹の造林という人工林更新作業に伴うカバノキ属の更新好適サイトの発生状況と、それらの更新好適サイトの時間的持続性について述べる。第6章では、さらに造林木の保育作業として行われる下刈りが、造林地に更新したウダイカンバの実生の生残に与える影響について、下刈り実施期間中とその終了後の実生の消長を解析しながら評価する。これらの一連の研究は、北上山地の一部である岩手県岩泉町釜津田地区(第3章、第4章、第6章)および同県川井村門馬地区(第5章)で行った(図-1.1)。



図-1.1. 調査地位置図

2. ウダイカンバとシラカンバの二次的景観内における共存機構

2.1. 本章の目的

ウダイカンバは、同属のシラカンバとしばしば同一地域に共存している。しかし、両種の分布パターンや分布パターンの形成機構は明らかではない。見かけ上の共存は、遷移上の過程としても観察されるだろう。しかしウダイカンバとシラカンバは共に、この地域で攪乱の後に成立する二次林の主要な構成種であり（大住ほか, 1985; 1986; 内藤・飯泉, 1987）、先駆的な更新を行う樹種として、遷移系列上の位置はほぼ類似していると考えられる。したがって両種の共存は、地理的なレベルからマイクロサイトレベルに至る間のいずれかのスケールにおける、空間的異質性に依拠しているものと推測される。一般に種の分布を規定する外的要因としては、立地の環境や攪乱体制、地史的な経過などが挙げられる。ここで扱うウダイカンバとシラカンバの共存は、200km² 以内の狭い域内の問題としてとりあげているので、地史的な影響は無視しうるだろう。したがって立地環境と攪乱体制が、両種の分布を議論する上での要点であると推測される。

両種のニッチや分布については、以前よりいくつかの説明が試みられている。一つは立地の水分条件から説明したもので、ウダイカンバはより湿性の立地に、シラカンバはより乾燥した立地に適応しているとするものである。これは、北海道でウダイカンバがしばしば沢沿いに多く分布するという観察に基づいていて、その理由として、ウダイカンバは、解剖学的に乾燥ストレスに弱いと推定されることが挙げられている（Tabata, 1964）。北上山地においてはウダイカンバは標高 900m前後に多く分布するが、これは、この標高帯が雲霧帯にあたり、湿度が高いことによるのではないかという見解も出されている（竹内, 1966）。

しかし、これらの立地環境と種の生理特性に基づいた説明は、北上山地での観察には必ずしも適合しない。実際には、造林地に進入するウダイカンバは尾根筋により多く混交していて、沢筋に集中して分布する現象は確認されなかった。また標高についても、ウダイカンバの分布は時にシラカンバより低地に及び、盛岡市郊外では、海拔 200m近くでも出現する。したがって、北上山地での両種の分布には、別の説明を必要とする。立地の環境と種の生理的特性の対応のみでなく、攪乱体制と、それに対する生態的な応答も検討する必要がある。

人が居住する地域において、土地利用は生態系にとっての主要な攪乱である（e.g. 鎌田・中越, 1990; Foster, 1992; Hong et al. 1995; Fernandes and Sanford, 1995; White and Mladenoff, 1994; Motzkin et al, 1996）。過去の土地利用形態を復元する作業は、最近、景観を扱った生態学的研究において盛んに行われていて、過去の土地利用が現在の森林植生に大きな影響を与えている例も報告されている（Foster 1992; Foster et al. 1999; Zimmerman 1995）。また、人為攪乱の様式の違いが、そこに優占する樹種を変化させるこ

とも観察されている（紙谷，1987；Motzkin et al, 1996）。国内のシラカンバについても、それが草地周辺に頻繁に更新し、その分布は草地利用と密接な関係を持っていることが指摘されている（Tabata, 1966；岩田，1971；内藤・飯泉，1987）。

本章では人為攪乱が森林に及ぼす影響に焦点を当て、ウダイカンバとシラカンバの二種のカバノキ属の分布の再検討を試みる。本研究の提起する仮説は、土地利用がもたらす攪乱体制と、生態的な種特性の組み合わせにより、両種の景観レベルでの分布が基本的に決定されているのではないかということである。分布の規則性を解析し、どのような場所でそれぞれの種の更新が起きるのかを明らかにすることは、森林管理や施業の指針を考えるために必要である。また生態学的にも、人為攪乱の卓越する状況下で、樹木個体群や森林群集、さらに森林を中心とした景観がどのように形成されるか、という問いに答える興味深い作業となるだろう。

2.2. 調査地および調査方法

2.2.1. 調査の概要

一連の調査は、一部を除き、北上山地中北部の岩手県岩手郡玉山村外山地区から同下閉伊郡岩泉町大川地区にかけて行った。対象地域は北上川水系の向井沢川、軽松沢川、小石川、大石川流域と、小本川水系の大川上流域で、北緯 $39^{\circ} 42'$ ～ $39^{\circ} 49'$ 東経 $141^{\circ} 12'$ ～ $141^{\circ} 33'$ にあたり、概ね東西18km×南北13kmの広がりを持つ。調査区域内の標高は海拔570～1370mの間である。対象域の中央から北西部には、標高700m以上の比較的緩やかな台地が広がり、南東部に深い峡谷が貫入している。

最寄りの標高 680m地点で観測された気象は、1983 年から 1992 年までの 10 年間の平均値で、年平均気温 6.6°C 、年降水量 1290 mm となっている（盛岡地方气象台，1983-1992）。例年では 11 月 7 月下旬から翌年の 4 月まで積雪があり、最深積雪深は 1m 前後である。

域内の潜在植生は、ブナとミズナラを中心とする落葉広葉樹林であると推定されている（菅原，1987）。高標高地の稜線には、わずかにアオモリトドマツ林が残存する。

調査の骨子は以下の通りである。

- ・ シラカンバとウダイカンバ両種の景観スケール（ $>10000\text{ha}$ ）における分布を調査し、地図上で再現する。
- ・ 両種の分布を、立地環境および過去の攪乱体制と比較して解析し、分布を規定する要因を検出する。
- ・ 両種の生活史上の各ステージにおける生態的な特性を、調査および文献より明らかにし、二種間で比較する。文献より、種子生産、散布、発芽サイト、萌芽、成長についての資料が得られるため、種子バンク形成能力、実生の生残、繁殖開始齢、寿命について、野外調査および実験を行う。

2.2.2. 分布の立地解析

2.2.2.1. 両種の分布

1991 年 10 月に調査地全域内において、両種の分布を調べた。10000ha を越える区域で単木レベルの調査をすることは困難なので、林冠層における被度 (Braun-Blanquet, 1964) を林分単位で目測した。調査域はほぼ全域が国有林であり、おおむね数 ha から 10ha ほどの小班に分割されていて、林相など基本的な情報が記入された地図が整備されている (青森営林局, 1985; 一, 1987)。基本的に小班の区切りを単位として、単位となる林分ごとにそれぞれのカンバの被度が I を越える地点を記録した。なお、調査した 10 月下旬は落葉の終わりにあたり、ほとんどの樹種が落葉した中でカバノキ類の黄葉が目立ち、遠望での樹種判別が容易である。

2.2.2.2. 自然立地の読み取り

各小班の概ね重心にあたる位置の標高、傾斜、斜面方位、地形、土壤型を測定した。この内、標高、傾斜、斜面方位は、国土地理院(1979)の1/25000地形図「外山」、「岩洞」、「青松葉」、「害鷹」より読み取った。斜面方位は直近の東西南北の四方位で記録した。地形は地形指数 (Topographic index、以降 TI と表記: Quinn *et al.*, 1991) より判定した。 TI は表流水の流出モデルを利用したもので、任意の地点における飽水能力のポテンシャルを表し、植生と地形の比較に有効とされている (Davis and Goetz, 1990; Barrio *et al.*, 1997)。

$$TI = \ln(a / \tan B)$$

ここで、 a はその地点を通過する集水面積であり集水量を代表する。 B はその地点の傾斜で表流水の重力による排水能力を代表する。

TI の計算は TOPMODEL DTM Analysis (Beven *et al.*, 1995; Quinn *et al.*, 1995) を利用し 50m メッシュ標高データ (国土地理院, 1999) より算出した。

土壤型は、同地域の 1/200000 土壤図 (経済企画庁地域振興局, 1974) より、黒色土系、褐色森林土系、ポドゾル土系、その他の 4 つに区分して読み取った。

2.2.2.3. 過去の土地利用

20 世紀初頭の植生景観を調査地全域について復元し、そこから推定される土地利用の分布を推定した。復元対象時期として 20 世紀初頭を選んだのは、その時期がこの地域に産業革命やエネルギー革命の影響が及ぶ前の前工業化時代の最後にあたり、地域住民の伝統的な資源利用や生業に支えられた土地利用が、まだ維持されていたと考えられるからである。(畠山, 1989; 岡, 1990)。

過去の植生の復元には様々な方法があり、年輪年代学的解析、林分レベルでの花粉分析、林分構造、古文書などより得られる情報や、あるいはそれらを統合した解析が有効とされ

ている (Foster *et al.*, 1996)。本論での植生景観の復元は、以下の資料と調査により得られた情報によった。一つは、この地域で一番始めに刊行された近代的測量法にもとづく地形図で (陸地測量部, 1912)、当時の植生が記号により表記されていて、耕地以外では草地、笹生地、針葉樹林、広葉樹林が判別できる。もう一つは、最も早い時期に作成された国有林林地簿 (青森大林区署, 1909) で、各小班ごとに植生や林分構造が簡潔に記載されている。この二つの資料は、ともに20世紀初頭の植生景観を表わしていて、前工業化時代の伝統的な土地利用を強く反映しているものと推定される。このような過去の記録の整理と併せて、最近の森林調査簿 (青森営林局, 1985; 一, 1987) に記載されている林分構造の情報や、現地踏査の結果も解析に利用した。

植生景観は、以下のような基準と手順に基づき、草地、二次林、天然林の3種類に区分して復元した (図-2.1.)。耕地や人工針葉樹林は面積が乏しいので無視した。草地以外はほとんど森林であり、草地以外のタイプの無立木地は僅少なので、やはり無視した。

草地：最も古い地形図の植生表記により、草地と表示された区域を割り出した。また施業案林地簿の植生記述も照合した。

天然林：ここで天然林は、Spies and Franklin (1996) による "old growth" と同義とし、「人為の影響の有無を問わず、老齢木を含む遷移の後期段階にある生態系」とする。林地簿にブナが優占し林齢が120年生以上と記述された小班を天然林と判断した。その理由は、北日本の冷温帯の極相林ではブナが圧倒的に優占するが、伐採など人為攪乱を受けた二次林では混交率が急激に低下していくことが知られていて (紙谷, 1987; Nagaike and Kamitani, 1997)、同様の現象はこの地域でも観察されているので (大住, 未発表)、調査区域内においても、ブナが優占する林分は人為攪乱の影響が少ないと考えたからである。また森林調査簿の内容と現地踏査により残存する天然林の所在を確認し、過去の天然林分布域推定の参考にした。

二次林他：天然林に区分されない森林域は二次林とした。

2.2.2.4. 立地依存性の統計解析

両種の分布の立地解析は χ^2 検定により解析した。解析にあたって、立地要素のうち標高など測度変数で得られたものは、データの分布を勘案して以下のように3つのクラスに変換した。

標高：1；800m未満、2；800m以上1000m未満、3；1000m以上。

傾斜：1；15°未満、2；15°以上30°未満、3；30°以上。

集水地形 (TI)：1；5.5未満、2；5.5以上8未満、3；8以上。

TIと地図との比較により、より排水地形的なクラス1は尾根に、中庸なクラス2は山腹平衡斜面に、より集水地形的なクラス3は谷に近似するグループであると判断された。

方位は最も近接する東西南北に、また土壌型は、黒色土系、褐色森林土系、ポドゾル系、その他に四分した。

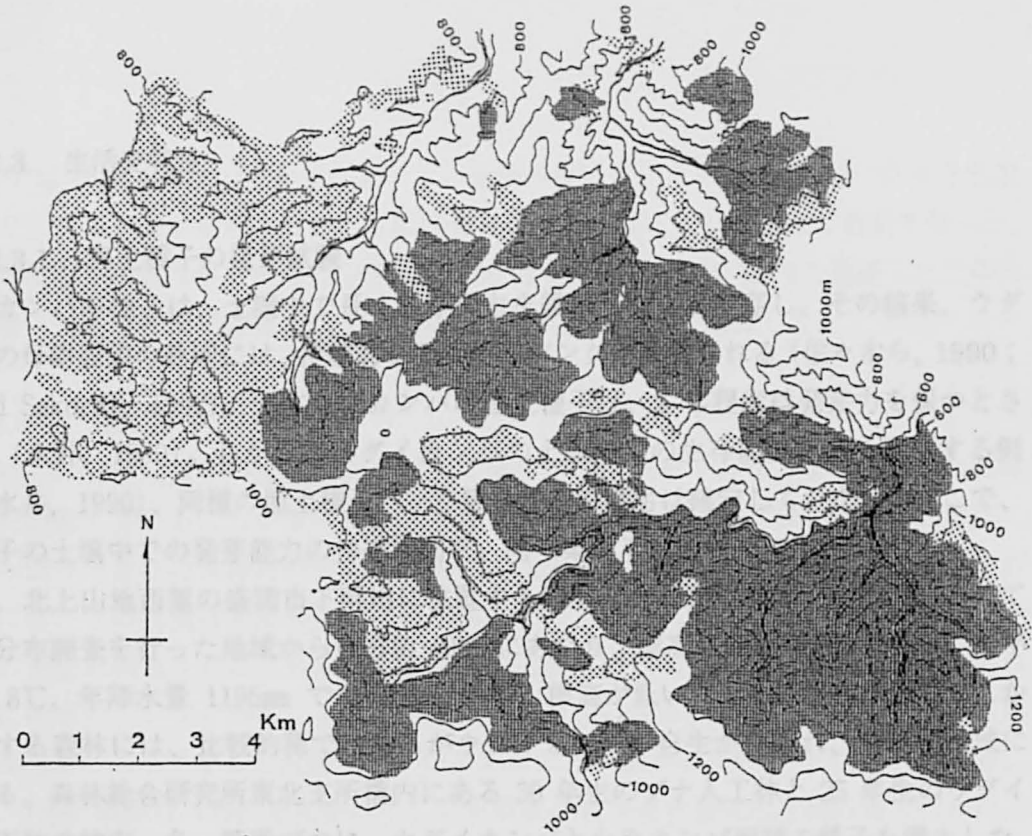


図-2.1. 20 世紀初頭の植生景観の復元図

暗色の部分は天然林, 点を打った部分は草地, 白抜きの部分は二次林に覆われていたことを示す。

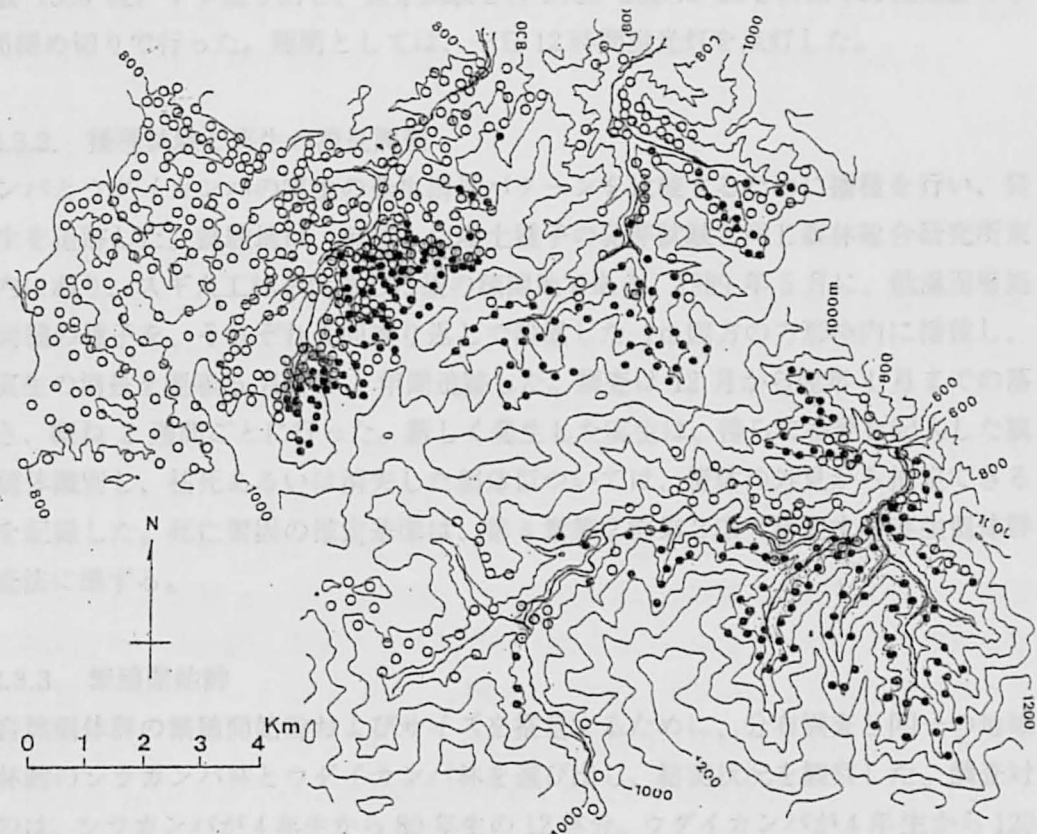


図-2.2. シラカンバとウダイカンバの現在の分布

○: シラカンバが被度 I 以上, ●: ウダイカンバが被度 I 以上を占める林分

2.2.3. 生活史特性

2.2.3.1. 埋土種子の発芽試験

ウダイカンバの種子は、土壤中で長く発芽能力を維持したまま生存し、その結果、ウダイカンバの母樹周辺の林床には、持続的な埋土種子バンクが形成される（佐々木ら，1990；Osumi and Sakurai, 1997）。一方シラカンバの埋土種子は、2 年程度は発芽力を保つとされている（水井，1990）。しかし、ウダイカンバの土壤中での生存能力を低く評価する例もあり（水井，1990）、両種の埋土種子バンク形成能力の優劣は確定していない。そこで、両種の種子の土壤中での発芽能力の持続期間を、同一条件下で実験的に比較した。

試験は、北上山地西麓の盛岡市下厨川に位置する森林総合研究所東北支所構内において行った。分布調査を行った地域から西方約 40km にあたり、標高は海拔 250m である。年平均気温 9.8℃、年降水量 1196mm で（北田，1993）、標高が低いためやや温暖である。しかし、隣接する森林には、比較的稀ではあるがウダイカンバの自生が見られ、自然分布域に入っている。森林総合研究所東北支所構内にある 30 年生のブナ人工林と 25 年生のウダイカンバ人工林の林床、各一箇所づつに、ウダイカンバとシラカンバ両種の種子を埋土した。使用した種子は、分布調査を行った岩泉町で採集したものである。種子は 500 粒づつ分けてナイロンネットに包み、1988 年 11 月に地下 5cm の A 層内に埋設した。

その後、翌 1989 年 5 月から 1993 年を除く 1994 年まで、二箇所からそれぞれの樹種について一袋（500 粒）ずつ掘り出し、発芽試験を行った。試験は 23℃ に保った恒温器の中で、4 週間締め切りで行った。照明としては、一日 12 時間蛍光灯を点灯した。

2.2.3.2. 播種試験と実生の消長調査

シラカンバとウダイカンバの実生の発生消長パターンを比較するために播種を行い、発芽した実生を追跡した。試験地は、前述した埋土種子の発芽試験と同じ森林総合研究所東北支所構内にあり、スギ人工林を伐採した後の疎開地である。1989 年 5 月に、低温湿層処理をした両種の種子を、それぞれ 2 回繰り返しで設置した 1m 四方の方形枠内に播種し、発生した実生の消長を翌春 5 月まで 1 年間追跡した。調査は 12 月から翌年 4 月までの落葉期を除き、概ね 2 週間ごとに行った。新しく発生した実生は、傍らに番号を記入した旗を立てて個体識別し、枯死あるいは消失した個体については、遺体の外見から推定できる死亡要因を記録した。死亡要因の推定基準は、第 4 章第 2 節第 2 項で詳述する実生個体群の消長調査法に準ずる。

2.2.3.3. 繁殖開始齢

両種の自然個体群の繁殖開始齢およびサイズを推定するために、分布調査と同一の地域で様々な林齢のシラカンバ林とウダイカンバ林を選び出し、結実状況を観察した。調査対象としたのは、シラカンバが 4 年生から 80 年生の 12 林分、ウダイカンバが 4 年生から 120

年生までの 12 林分である。各林分において、被圧を受けていない個体を概ね 20 本を任意に選択して、胸高直径を測定するとともに番号を付し、個体ごとに識別して観察を行った。観察は、両種ともに豊作年であった 1989 年の 10 月と、翌 1990 年 10 月の連続した二年行い、この間に果序の形成が確認された個体を開花結実個体として記録した。

2.2.3.4. 寿命

野外では、林冠構成個体の死亡は低い頻度で発生する出来事であり、また死亡した個体は幹の腐朽が進んでいることが多いため、寿命データの直接の収集は難しい。ここでは、天然林から伐り出された大径材の樹齢を、寿命の代用となる情報として調査した。したがって正確には、この数値は天然林で林冠層を構成するまでに成長した個体の到達可能齢である。この手法で調査された北日本の冷温帯林の主要な構成種の到達可能齢は、それぞれの種ごとに特有のレンジを持ち、また到達可能齢の種間による相対的な違いは、それぞれの種の群集内でのニッチをよく説明するものであることが分かっている（大住、未発表）。

調査は、1995 年から 1997 年にかけて、岩手県森林組合連合会矢巾木材市場で行った。この市場は、本州では最大の国産広葉樹材の取引所として知られていて、東北一帯および一部北海道から産出した広葉樹材が集積される。ここで毎月集荷公売されるシラカンバおよびウダイカンバの大径材の元玉について、末口直径の大きい順に上位 25%にはいるものより任意に 3~5 本を抽出し、樹齢を測定した。年輪数の読み取りは、試料木元玉の元口面で、平均的な太さと年輪パターンを示す 1 方向について行った。なお、元口は通常地際より数十センチ高い位置にあたるので、実際の年齢はさらに高くなると考えられる。

2.3. 結果

2.3.1. 分布とその立地解析

観察された両種のカンバの分布を図-2.2. に示す。シラカンバは主に地図北西部の岩洞湖周辺と南東部の大川沿いの南斜面に分布し、一方のウダイカンバは、北向きの溪谷部に多く分布していた。両種は集水地形を除き、解析に用いた全ての立地要素それぞれに応じて有意に偏った分布を持ち、立地への依存性を示唆していた（表-2.1.）。中でも両種の分布が最も強い偏りを見せたのは過去の土地利用型であり、ついで土壤型であった。

標高クラス別の分布においては（図-2.3.）シラカンバが低い標高域にやや偏って出現していたのに対し（ $p = 1.38 \times 10^{-2}$, χ^2 検定）、ウダイカンバは高標高域に強く偏って出現した（ $p=2.56 \times 10^{-13}$, χ^2 検定）。傾斜クラス別では（図-2.4.）、シラカンバはより平坦な立地に偏って出現したが（ $p = 3.43 \times 10^{-8}$, χ^2 検定）、ウダイカンバはより急な傾斜クラスに偏って出現していた（ $p = 1.08 \times 10^{-7}$, χ^2 検定）。両種の分布域は、斜面方位でも異なっていた（図-2.5.）。シラカンバは南斜面にやや多く出現する傾向を示したが（ $p = 1.12 \times 10^{-5}$, χ^2 検定）、ウダイカンバは逆に、北斜面に多く南斜面に少なく出現するという強い南

表-2.1. 立地要素に対するそれぞれの種の分布の偏り(χ^2 検定)

| | P | |
|-----------------------|------------------------|------------------------|
| | ウダイカンバ | シラカンバ |
| 標高 ¹⁾ | 2.56×10^{-13} | 1.38×10^{-2} |
| 傾斜 ²⁾ | 1.08×10^{-7} | 3.43×10^{-8} |
| 斜面方位 ³⁾ | 8.90×10^{-14} | 1.12×10^{-5} |
| 地形指数 ⁴⁾ | 2.29×10^{-2} | 3.65×10^{-1} |
| 土壌型 ⁵⁾ | 3.84×10^{-25} | 1.49×10^{-24} |
| 過去の土地利用 ⁶⁾ | 2.19×10^{-72} | 1.25×10^{-41} |

n=774

1) 標高は3区分: $600\text{m} \leq \text{a.s.l.} < 800\text{m}$, $800\text{m} \leq \text{a.s.l.} < 1000\text{m}$, $1000\text{m} \leq \text{a.s.l.} < 1200\text{m}$

2) 傾斜は3区分: $0^\circ \leq \theta < 15^\circ$, $15^\circ \leq \theta < 30^\circ$, $30^\circ \leq \theta < 45^\circ$

3) 斜面方位は4区分: 東, 西, 南, 北

4) 地形指数は3区分: 排水良, 中, 不良

5) 土壌型は4区分: 黒色土系, 褐色森林土系, ポドゾル土系, 低位堆積土系

6) 過去の土地利用は3区分: 草地, 天然林, 二次林ほか

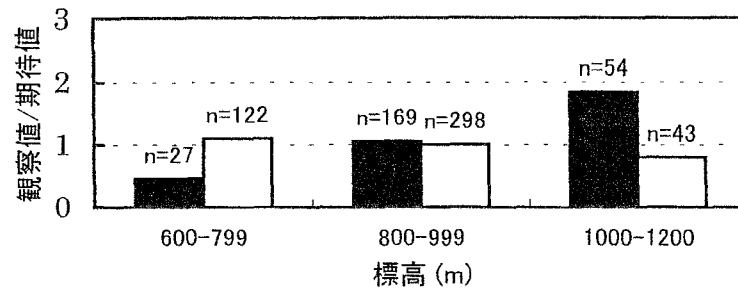


図-2.3. 標高クラス別の出現頻度
■:ウダイカンバ, □:シラカンバ

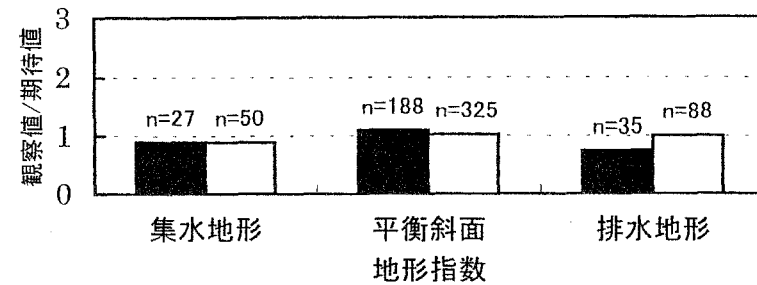


図-2.6. 地形指数クラス別の出現頻度
■:ウダイカンバ, □:シラカンバ

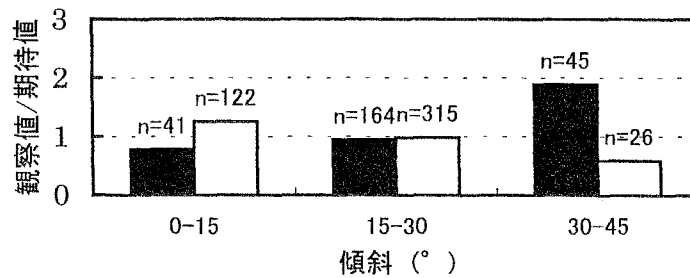


図-2.4. 傾斜クラス別の出現頻度
■:ウダイカンバ, □:シラカンバ

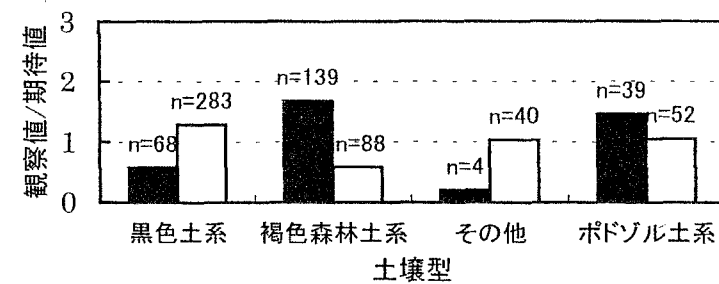


図-2.7. 土壌型別の出現頻度
■:ウダイカンバ, □:シラカンバ

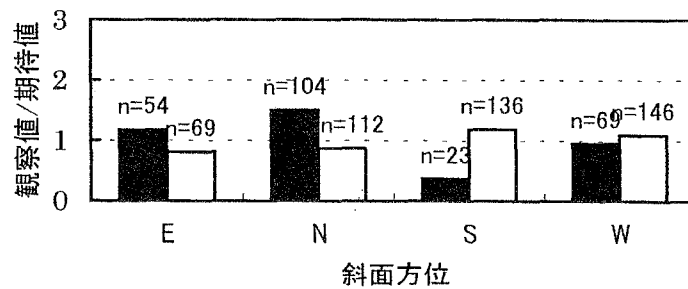


図-2.5. 斜面方位別の出現頻度
■:ウダイカンバ, □:シラカンバ

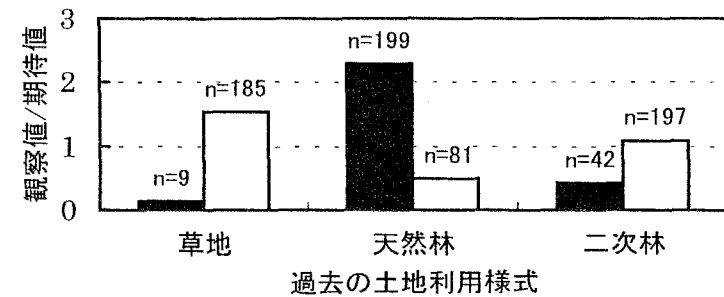


図-2.8. 過去の土地利用様式別の出現頻度
■:ウダイカンバ, □:シラカンバ

北の対照性を示していた ($p = 8.90 \times 10^{-14}$, χ^2 検定)。両種の集水地形クラス別の分布の偏りは、他の立地要素についての偏りに較べて弱度であった (図-2.6.)。ウダイカンバは山腹平衡斜面に弱い偏りを示したが ($p = 2.29 \times 10^{-2}$, χ^2 検定)、シラカンバでは優意な偏りは検出されなかった ($p = 3.65 \times 10^{-1}$, χ^2 検定)。土壌型別の分布は、両種ともに強い偏りを持っていた (図-2.7.)。シラカンバの分布が、黒色土系に多い一方で褐色森林土系の立地に少ないのと対照的に ($p = 1.49 \times 10^{-24}$, χ^2 検定)、ウダイカンバの分布は褐色森林土やポドゾル土系に集中し、反対に黒色土系その他の土壌型の立地には乏しかった ($p = 3.84 \times 10^{-25}$, χ^2 検定)。

解析に用いた中で唯一の人為的立地である過去の土地利用は、自然的立地を含めたすべての立地要素の中で、両種の分布と最も強い関わりを持っていた (図-2.8.)。シラカンバの分布は過去に草地であった立地に多く、天然林の跡に少なかった ($p = 1.25 \times 10^{-41}$, χ^2 検定)。逆にウダイカンバは、天然林跡に強く集中し、二次林や草地であった立地には、僅かしか分布しなかった ($p = 2.19 \times 10^{-72}$, χ^2 検定)。

2.3.2. 生活史

2.3.2.1. 種子バンクの形成能力

シラカンバとウダイカンバの種子の土中での生存期間は、互いに大きく異なっていた (図-2.9.)。シラカンバの種子は、埋土して2年目以降で発芽率が大きく低減し、6年目には当初の発芽率の2%程度に低下していた。一方ウダイカンバの種子では、埋土後2年目以降の発芽率の低下が緩やかで、非休眠種子に見られるような埋土直後の急激な活性低下 (Murdoch and Ellis, 1992) は見られなかった。そして6年目でも採取直後の発芽率の半数を越える16.8%の発芽率を維持していた。埋土した場所による変化はみられず、ブナ、ウダイカンバどちらの林分下に埋土したのもも類似した経過を示していた。

第3章で述べるように、ウダイカンバが林床の土壌中に発芽能力を持った種子をかなり蓄積することは、野外調査で確認されている (Osumi and Sakurai, 1997)。これらのことから、ウダイカンバの種子の土壌中での生存期間はシラカンバの種子の生存期間よりもかなり長く、その結果、ウダイカンバには、持続的な埋土種子バンクを作る能力があるものと推定された。

2.3.2.2. 実生の生残

播種により発生した実生のうち、シラカンバ393個体、ウダイカンバ104個体について、稚樹にもっとも大きな死亡圧がかかる発生後最初の一年間について (Osumi and Sakurai, in printing)、その生残を追跡し、種間で比較した。当年生実生の生残率は両種ともに低く、1年後にあたる発芽翌年の5月には、シラカンバが3.8%、ウダイカンバが4.8%であった。両種ともに、一斉に発生した直後、多量に死亡するという類似した消長パターンを持

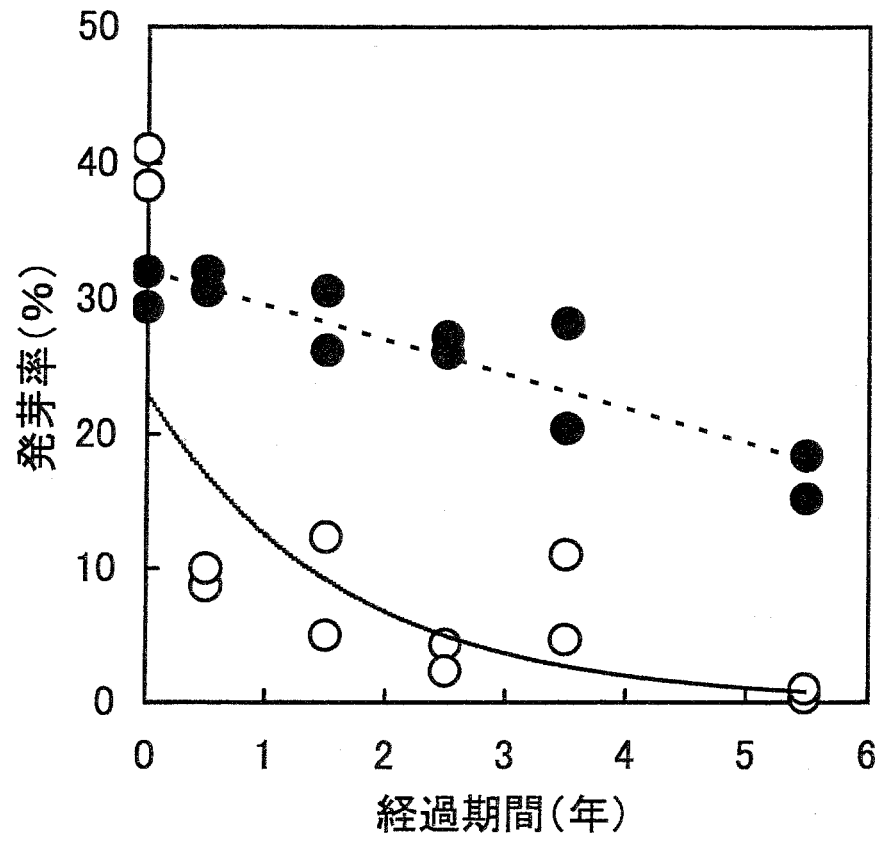


図-2.9. 地中に埋めた種子の発芽率の変化
●:ウダイカンバ, ○:シラカンバ

っていた（図-2.10.）。死亡要因の構成も両種の間で類似していて、共に乾燥による死亡が最も多く、それ以外の主な死亡要因としては、凍上や食害、衰弱が観察された（図-2.11.）。

2.3.2.3. 繁殖開始齢および結実サイズ

豊作年を含む2年間の結実の有無を個体ごとに調べた結果を、胸高直径と林齢の関係上に示す（図-2.12.）。林齢は観察初年の1989年の値で示した。シラカンバは概ね林齢15年生以上で着果個体が出現し始め、27年生以降では、過半の個体が着果した。ウダイカンバでは25年生以上の個体で着果個体が出現し、55年生以降になって過半の個体が着果するようになっていた。このように着果を開始する樹齢は両種の間で大きく異なり、シラカンバがより早熟で、ウダイカンバが晩生である傾向を示した。

両種の性的成熟に関する違いは個体のサイズにも表れていて、シラカンバでは胸高直径4cmから結実個体が出現し、10cm以上で過半の個体が結実していたのに対し、ウダイカンバでは、胸高直径20cm以上の個体で結実が観察された。

2.3.2.4. 寿命

収集した試料数は、シラカンバ47個体、ウダイカンバ54個体である。シラカンバの到達していた樹齢は、中央値で65年、最大で114年であった。一方のウダイカンバの到達樹齢の中央値は206年で、最大は492年であった。ウダイカンバの到達樹齢は、冷温帯林で優占するブナの到達樹齢と同程度であった（大住、未発表）。これらのことから、両種の寿命には明確な差があるだろうと推測された。

2.4. 考察

2.4.1. 両種の分布に強く関連する過去の土地利用

分布と自然的立地要素との解析結果は、北上山地では、ウダイカンバがシラカンバに較べて、より高い標高域、北向きの斜面、より急傾斜地、褐色森林土とポドゾル土に覆われた立地に、偏って分布することを示していた。これは、この地域では、ウダイカンバは標高900m前後の高海拔地に多く分布するという指摘（竹内、1966）に符合する。ウダイカンバの分布の地形による偏りは、他の自然立地要素との間で示された偏りよりも小さく、また集水地形への集中も検出されなかった。したがって、ウダイカンバが湿性立地を好むという現象（Tabata, 1964）は、ここでは確認されなかった。両種のカンバの分布は、それぞれの自然的立地要素よりも、文化的立地要素である過去の土地利用により強く関連していて、シラカンバは過去の草地跡、ついで過去の二次林跡に分布し、ウダイカンバは過去の天然林跡に集中して分布すると集約できた（図-2.1., 2.2., 2.8.）。

両種の分布は自然的立地要素の中では土壌型との間で強い関係を示したが、ここで扱った土壌型自体も土地利用に強く影響されていることが知られている。日本の黒色土は、過

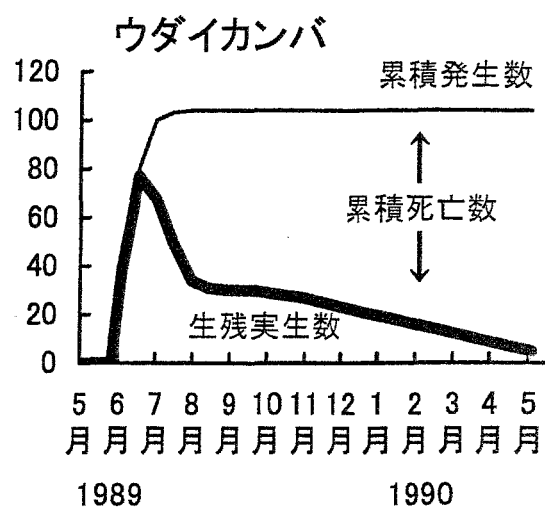
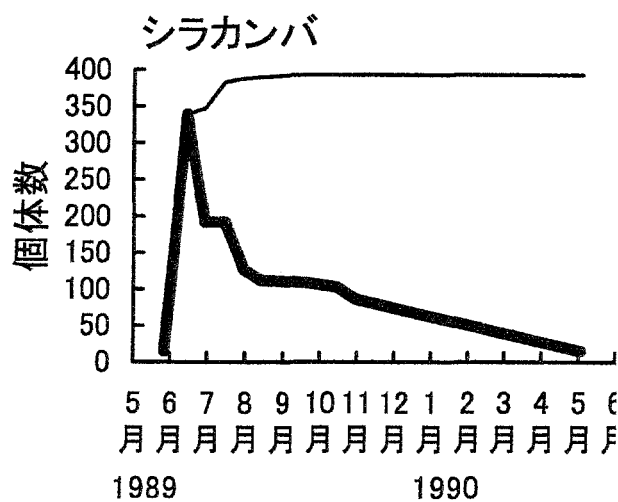


図-2.10. 播種したメバエの発生と生存

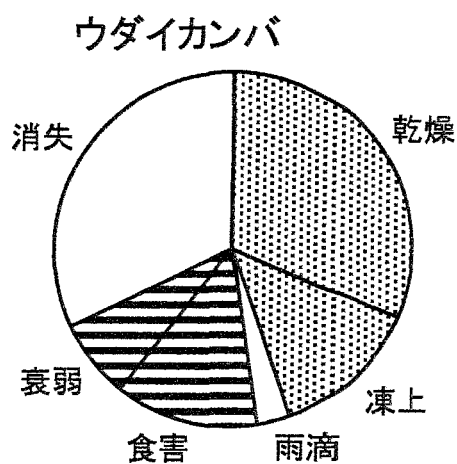
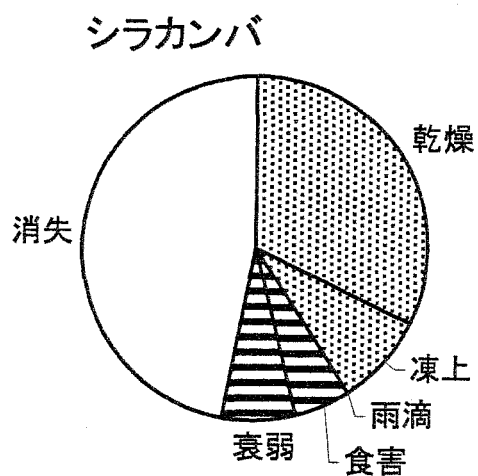


図-2.11. 当年生実生の死亡の要因別割合

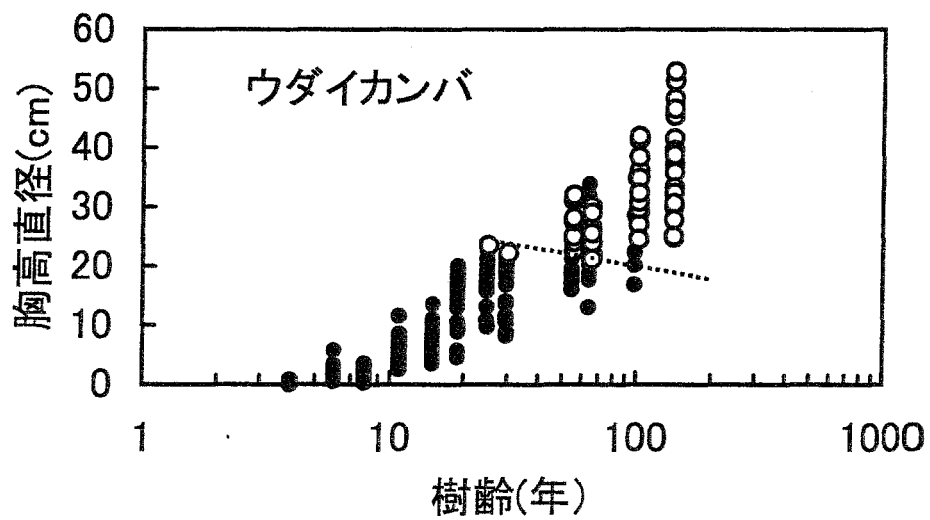
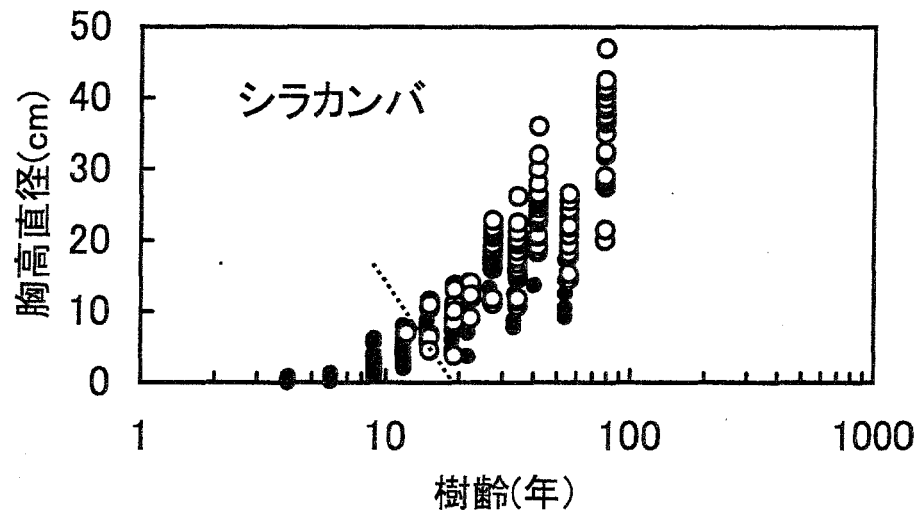


図-2.12. 開花・結実個体のサイズと齡
○:開花結実個体, ●:未結実個体

去の人類による長年の草地利用と火入れにより形成されたものであり (Kawamuro and Torii, 1986; 佐瀬ほか, 1990; 石塚ほか, 1999)、一方、褐色森林土は、森林植生下で形成された (石塚ほか, 1999) と考えられている。そしてこの地域においても、黒色土と褐色森林土の分布が、それぞれ草地、天然林という過去の土地利用の分布とよく一致することが確認されている (大住ほか, 未発表)。

大住ほか (未発表) は、本研究と同一地域における 20 世紀初頭の前工業化時代の土地利用の分布について、自然的立地要素との間の関係を解析し、この地域において、過去の土地利用が東西方向を軸として南側斜面と北側斜面との間で強い対称性を示すことを明らかにした。その中で、草地は南斜面と平坦地に広く分布すること、一方の天然林は、高標高域の北向きの溪谷沿いの急斜面を中心に分布することを検出し、その理由として、北斜面の溪谷部では、春先の乾燥期に地表が乾燥しにくく山火が入りにくいこと、また、高標高域は集落から遠く、土地利用圧が低いことを指摘している。これによれば、北上山地でウダイカンバがシラカンバに較べて、より高い標高、北向きの斜面、より急傾斜地という自然的立地に偏って分布するという現象も、そのような立地が火入れなどの人為攪乱を受けにくく、天然林が温存されてきたという経緯を通して、土地利用様式と関連している可能性がある。

2.4.2. 土地利用から推定される過去の攪乱様式

復元された土地利用のうち、草地と判別された区域は、20 世紀初頭においては、ほとんどは野草地で、ササ生い地や切り替え畑を一部含んでいたと推定される。造成草地は 1970 年代以降一般化したものであり、当時この地域においては、極めて少なかったと判断される。加納ら (1982) は、この地域の草地の分布が地形要因だけでは十分に説明できないことを論証し、その説明には、伐採や放牧など、過去の土地利用の影響を考慮にいれるべきであることを指摘している。

湿潤なこの地域では極相は落葉広葉樹林であるため、尾根筋の風衝地などを除いて、これらの草地は、何等かの人為攪乱により形成された半自然草地であると考えるのが妥当であろう (菅原, 1987)。草地整備としての春先の火入れは、8 世紀始めの国の文書ですでに奨励されていて (内藤・飯泉, 1987)、形成された野草地は牛馬の放牧に使用されてきた。実際に、本研究で土地利用様式を復元した 20 世紀初頭においても火入れは盛んに行われ、たび重なる延焼により森林管理に深刻な影響を与えていた。例えば大正 4 年に作成された国有林の資料には、「比方面ニハ古来シバシバ見舞ヘル野火ノ惨害ニ因リ今や原野状態ニ化シ」(青森大林区署, 編成案盛岡事業区施業案説明書) との記録が見られる。調査地域の半自然草地が、過去いつごろ形成され、どのぐらいの長い期間維持されてきたかは明らかではない。しかし、この地域の馬産はすでに 8 世紀には国内で有名であり、17 世紀には領主である南部氏が北上山地北部に藩営の牧場を経営していたこと (岩手県, 1963) が知られている。草地植生のもとに形成されると考えられる黒色土の生成は、本研究の調

査地域内で2700年前に遡ることが確認されている（岡本・池田，私信）。また野草地の種構成は、オキナグサ、ノコギリソウ、スズランなど、アムール・ウスリー要素として北アジアの草原植生と共通する種を多く含み、地域の森林伐採跡地の植生（村上，1987）とは大きく異なっている。これらのことから、この地域の半自然草地は、東北地方における他の地域の牧野同様（吉井ほか，1940）、長い期間、頻繁な火入れと放牧家畜による採食が行われる中で、形成されてきたものであると考えられる。

過去の土地利用のうち、天然林と区分したのは、林齢が高く、この地域の極相林の優占種とされるブナの混交率が高い森林である。そこでは、過去に伐採が行われたことは否定できないものの、それは構成種を大きく変えるほど強力な攪乱ではなかっただろう。なぜならば、ブナは伐採などの人為攪乱により、急速に消失するからである（紙谷，1987; Nagaike and Kamitani, 1997）。一般にブナ天然林において卓越する攪乱様式は、単木あるいは少数の林冠構成木の死亡に伴う小規模なギャップの形成であり（Hara, 1983; Nakashizuka, 1987; Yamamoto, 1989）、これは、この地域における攪乱様式としては、最も穏やかなものである。

20世紀初頭には人工林がごく一部しか存在しなかったため、天然林以外の森林は、天然生の二次林であったと考えられる。二次林は人為攪乱下にある多様なタイプの森林により構成されていたものと考えられ、人家に近いところでは周期的な伐採により管理されたコナラやミズナラの萌芽林を中心とした薪炭林が多く（島山，1989）、利用が強度に行われたところや土壌の発達の貧弱なところでは、アカマツ林が成立していたであろうと推定される（岩田，1971；菅原，1987）。またカバノキ属やコナラ属は、世界的に山火による攪乱に付随して出現することが報告されていて（e.g. 岩田，1971；Foster, 1983；内藤・飯泉，1987）、放置された草地、あるいは草地周辺の比較的攪乱頻度の低いところに、二次林を成立させてきたものと考えられる。このように、二次林と区分された立地における過去の攪乱様式は多様であったことが予想されるが、概ね天然林における攪乱よりも強度で、かつ草地における頻繁な火入れよりも軽度であったと位置付けることが可能だろう。

以上の三つに区分された土地利用様式は、攪乱の質の点からは、必ずしも同一軸上に配置できるものではないが、おおよそ、草地と天然林が、それぞれ攪乱が最も激しいところと最も軽微なところにあたり、その間に二次林が位置すると整理することができよう。

2.4.3. 両種生活史特性の類似と相違

前述のように、ウダイカンバが集水地形に偏って分布するとは認められなかった。このことは、生理特性と生育地の立地環境との間の関係だけでは、調査地域における両種の分布が説明できないことを示している。したがって、次に両種の生態的な特性の比較を行うため、種子散布、発芽から枯死に至る生活史上の様々なできごとについて、順を追って検討する。

種子生産量は、両種ともに年変動を示す。豊作の頻度は、シラカンバでは1～2年に一

度であるが、ウダイカンバは 3 年に一度以下と少し低いことが観察されている（佐々木, 1985; 水井, 1991; Osumi and Sakurai, 1997）。さらに、シラカンバは豊凶間による種子生産量の年変動が小さく、凶作年でもある程度の種子生産を行うのに対して、ウダイカンバでは変動が大きく、ほとんど結実しない年もある（水井; 1991; Osumi and Sakurai, 1997）。しかしウダイカンバは、第 3 章で述べるように、種子が土中で長く生存し持続的な埋土種子バンク（Thompson and Grime, 1979）を形成することで、種子バンクの恒常性を図っていると考えられる（Osumi and Sakurai, 1997）。埋土種子は、樹木が倒れて根がえりを起こし土壌が攪乱されるなど、種子による更新の好機が訪れた時に、地表に露出して発芽する。したがって埋土種子は、耐陰性が低く森林内では実生の生存が望めない種にとって、森林内という環境下で、発芽し更新する機会を確実に判断し捉えていくための巧みな戦略であると考えられている（Gomez-Pompa et al., 1972; Marks, 1974; —, 1983; Murray, 1988）。したがってウダイカンバの方がシラカンバよりも、森林群集内での個体群維持能力がより高いといえよう。

両種の種子は、共に発達した翼を持っていて、種子散布は主として風に頼っている。室内の静止空気中を 2m 落下する時間は、シラカンバが 3.6 秒であり、これに対してウダイカンバは 2.9 秒で、全体にシラカンバの方がより滞空時間が長い傾向があるものの、両種共に高い飛散能力を持っていると考えられた（大住ほか, 1986b）。両種のような先駆種の多くは、大量の小型種子を広範囲に蒔きつづけることで、一部の種子が不意に発生する更新適地を捕捉し更新することを可能にし（Fenner, 1987）、種子の全滅を防ごうとしている。また広域への散布は、大きなギャップに依存して更新する種にとって、散布された種子がギャップに出会う確率を高めることにもなりうる（菊沢, 1983）。

野外における好適な発芽床の条件は、シラカンバも（中野・村井, 1970）ウダイカンバも（竹内, 1966; 石塚ほか, 1982; Osumi and Sakurai, 1997）ともに類似していて、リター層が攪乱され、鉾質土壌が露出していることが重要である。一方、多くの先駆種の発芽に必須とされる林冠層の攪乱による光条件の改善は（e.g. Swaine and Whitmore, 1979）、両種のカンバの発芽には必ずしも必要ではない（Osumi and Sakurai, 1997）。これは両種が種子の発芽に光を必要とするものの（今田・玉利, 1955; 小水内, 1972）、その光はごく弱光で充分だからである（今田・玉利, 1955; 内田, 1970; 大住ほか, 1986b）。

稚樹の生存と成長には、発芽と異なって両種ともに十分な陽光を必要とし（藤村ほか, 1988）、ともに林冠下の被陰された状態では持続的な実生バンクを形成しない。両種の当年生実生の生残率は、更新の好適サイトと考えられる疎開地においても低く、また、生残パターンも類似していた。これは、両種ともに実生の初期サイズが 1cm 以下と非常に小型であり、ウダイカンバで観察されたように、乾燥や凍上など気象害を受けやすいからであろう（Osumi and Sakurai, in printing）。さらに成木の樹高成長においても、両種の間には大きな差は認められていない（猪瀬ほか, 1990）。

萌芽能力は、両種の間で大きな違いが知られている（渡邊ほか, 1992; 長谷川, 1998）。

シラカンバは成長して枝が枯れあがった後も、幹の基部を中心に潜伏芽を長期間温存するので、成長後も高い萌芽力を維持する。一方、ウダイカンバでは幹に潜伏芽をほとんど持たないので、幹の側芽が消失し、幹に比べれば比較的遅くまで側芽を温存する枝が枯れあがった後は、ほぼ萌芽能力を失ってしまう。

両種は生活史上の齢に関わる特性において、明瞭な相違を見せた。第一は、繁殖開始齢である。シラカンバは概ね 15 年生、胸高直径 5cm 程度から開花結実が始まり、高木性樹種としては早熟である。このような早熟性は、一般に頻繁な攪乱に対する適応と考えられていて、草本では攪乱環境下では繁殖開始の時期が速い個体群で繁殖率が高くなることが知られている (Law *et al.*, 1977)。それに対してウダイカンバでは、少なくとも 30 年生、胸高直径が 20cm 以上になって開花結実する個体が現れ、この種が性的により晩性であることを示していた。Waller (1979) は豊凶コストの検討より、繁殖開始齢の高いものが種子生産に大きな年変動を持ちやすいことを指摘しているが、このことはウダイカンバとシラカンバとの間の対比にも当てはまる。

齢に関わるもう一つの違いは到達可能齢である。林冠層を形成する成熟した個体の寿命は、個体群の持続にとって重要な要素であり、群集の遷移パターンを強く支配する (渡邊, 1970; 一, 1985)。ウダイカンバの到達可能齢は、この地域の冷温帯林の優占種であるブナと同程度であり、林冠層を形成するに至った成熟した個体の寿命がブナに匹敵する可能性が高い。一方、シラカンバの寿命はブナよりもかなり短いことが予測されていて (北方林業会, 1982; 狩野・小見山, 1995)、その原因として腐朽菌の関与が指摘されている (山口, 2001)。このように両種の寿命には明確な差があることが予想された。

以上の、シラカンバとウダイカンバの生活史の比較検討を集約し、表-2.2. に示す。両種は更新や成長で類似する一方で、繁殖開始齢や寿命など齢に関わって大きな相違を示した。

2.4.4. 景観レベルで両種のカンバの分布が決定する過程

過去の植生あるいは土地利用型から推測される攪乱様式と、シラカンバとウダイカンバ両種の生活史特性より (表-2.2.)、両種の分布とその仕組みの解釈を試みてみよう (図-2.12.)。

まず、火入が頻繁に繰り返され、短い間隔で攪乱が発生していたであろう草地を想定する。このような区域では、ウダイカンバが個体群を維持できる可能性は低いだろう。なぜならば、ウダイカンバは性的に成熟して種子生産を開始するまでに時間がかかるため、攪乱が頻繁に再来する場所では、再生産を行う前に次の攪乱に出会い死亡する可能性が高いからである。一方シラカンバが区域内で個体群を維持していく可能性は、ウダイカンバより高いだろう。シラカンバは発生後短い年数で種子生産を開始するので、例えば草地周辺や沢筋のような延焼する頻度が若干低いところに成立した個体を母樹として、再生産を行うことが可能だからである。

表-2.2. 北上山地産シラカンバとウダイカンバの生態的特性の比較

| | | シラカンバ | ウダイカンバ |
|-------------------------|-----|-------|----------|
| 種子生産 | | | |
| 豊作年の間隔 ^{1,2)} | | 短い | やや長い |
| 豊凶差の大きさ ^{1,3)} | | 小さい | 大きい |
| 種子散布 | | | |
| 飛散能力 | | 高い | 高い |
| 埋土種子バンクの形成 | | 一時的 | 持続的 |
| 実生の消長 | | | |
| 子葉展開時のサイズ | 苗高 | 小さい | 小さい |
| | 根長 | 短い | 短い |
| 当年生の生残率 | 開放下 | 低い | 低い |
| | 林冠下 | 全滅 | 全滅 |
| 当年生の主な死亡要因 | 開放下 | 乾燥・凍上 | 乾燥・凍上 |
| | 林冠下 | 衰弱・雨滴 | 衰弱・雨滴・虫害 |
| 樹高成長 | 稚幼樹 | 早い | 早い |
| | 成木 | 早い | 早い |
| 稚樹のぼう芽能力 | | 高い | 低い |
| 種子生産開始齢 | | 若い | 高い |
| 到達可能な樹齢 | | 低い | やや高い |

1)水井1991、2)佐々木1985、3)河野1988

形容の違いは、統計的に有意差があることに基づく。

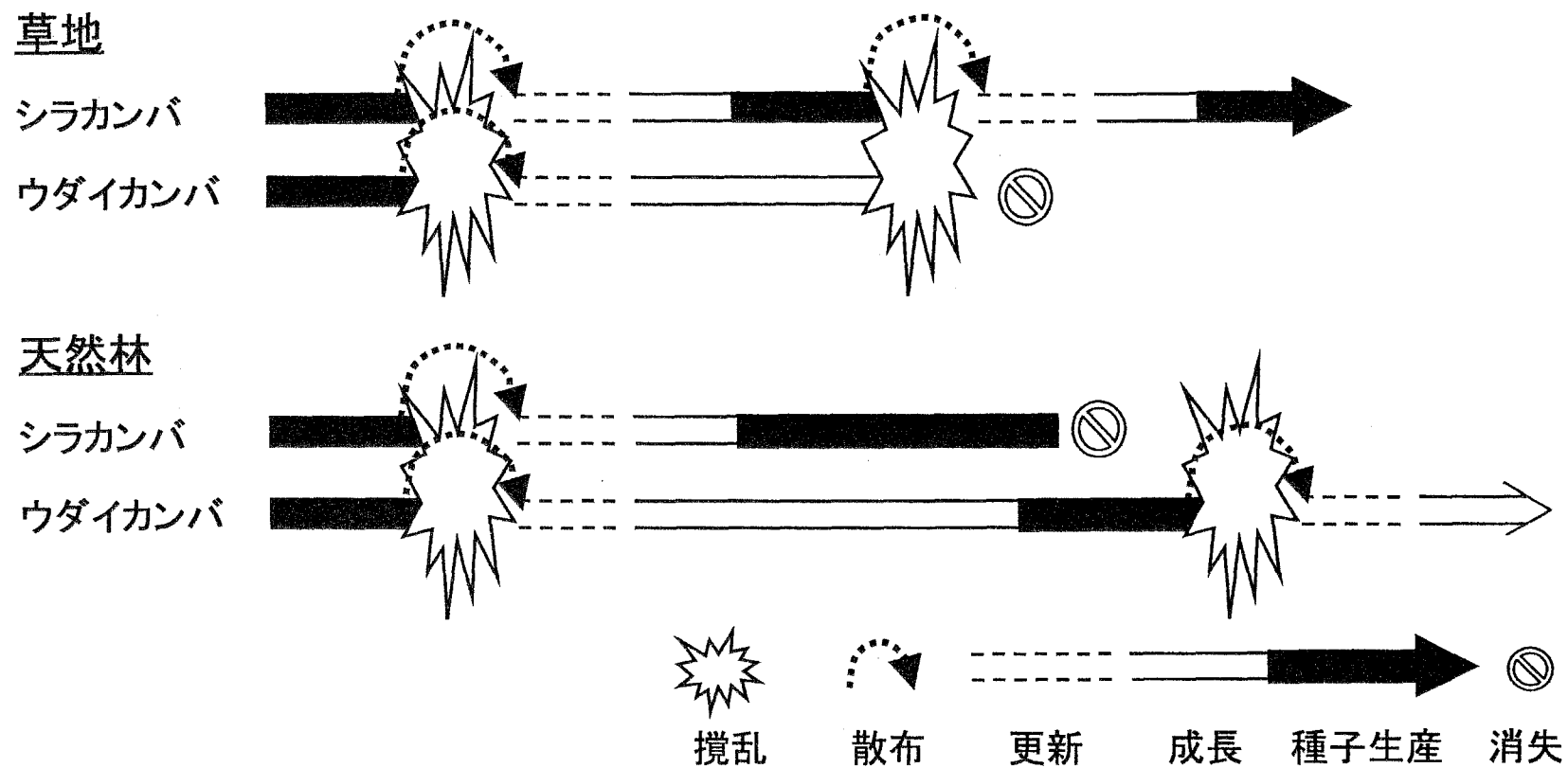


図-2.13. シラカンバとウダイカンバの生活史パターンと攪乱様式との対応

過去の二次林の跡地においても、ウダイカンバの出現頻度は低い。その理由は不明であるが、二次林が薪炭林として経営されていた場合、通常伐採周期は 7~25 年前後であったことが知られていて、攪乱頻度が比較的高かったと考えられるので、草地と同様の理由でウダイカンバの個体群が存続し得なかったのかも知れない。

次に、攪乱が低い頻度で起きる天然林を想定する。シラカンバもウダイカンバも陰樹ではなく（小池，1988）、単木の枯死により形成されるような小規模のギャップ内で更新したという報告は見当たらない。したがって、ここで想定する攪乱とは、複数個体による風倒ギャップのような、より規模が大きく頻度は低い、両種の更新が可能な光環境を形成する攪乱を前提とする。天然林内では草地と異なり、シラカンバは個体群の維持が困難だろう。シラカンバは、優占種であるブナなどに比べて寿命がかなり短く、また、小規模なギャップ内では更新できない。そのため、再生産を行う前に死亡する個体が多いだろう。対照的にウダイカンバは、シラカンバよりも、天然林内における個体群の維持が容易であろう。ウダイカンバはブナと同程度の寿命を持つ上に、埋土種子バンクを長期間林床に維持できるので、次の攪乱に伴う更新の機会を、シラカンバよりも確実に待つことができるからである。

以上のような過程を通して、この地域におけるウダイカンバとシラカンバの分布域は、過去の土地利用の強い影響のもとに形成されてきたのではないかと考えられる。北上山地において、シラカンバはより草地的な立地に依存し、一方のウダイカンバは、より森林的な立地に依存したカンバであるとも言えよう。この場合、ウダイカンバがより湿性な立地を好み、沢沿いに分布するという従来の仮説は、沢筋の森林は延焼しにくく攪乱の頻度が低いため、ウダイカンバの個体群が存続している状態を観察したものと解釈することも可能である。

2.4.5. 天然更新施業への示唆

両種は、先駆種として類似した更新特性を持つものの、土地の利用履歴に対応したと考えられる異なった分布パターンを示した。そしてそのパターンは、火入れが停止し、土地利用形態が変容し、攪乱様式も変化して 80 年以上経過した現在においても維持されている（図-2.1., 2.2.）。これは種子の飛散能力が高い両種においても、更新は母樹の分布に強く制限されていることを示している。

両種の天然更新施業は、寒冷地においてしばしば試みられている（青柳，1983；伊藤ほか，1992）。また高皆伐地などにおいて、針葉樹人工林への混交が期待されることもある。更新への期待は、特に材価が高いウダイカンバで強い。しかし以上の結果から、ある場所でそれぞれの種の天然更新が期待できるかどうかは、その場所の土地利用履歴や、それに強く影響を受けた母樹の分布に大きく左右されることが分かった。したがって、それぞれの樹種の更新を図る場合は、天然更新施業に先立って、近接する林分における母樹の有無や、埋土種子の蓄積を調べておくことが必要である。

3. ウダイカンバの実生の発生と埋土種子の役割

3.1. 本章の目的

本章では、ウダイカンバの実生の発生過程を、更新サイトの立地と関連付けながら明らかにする。さらにウダイカンバが、先駆的な更新をするために必要な種子バンクの時間的・空間的恒常性を、どのように実現しているのかを検討する。

先駆種は一般に、林冠ギャップ内あるいは疎開地において発芽し、その実生は林冠下では長期間生存しない (Swaine et al., 1988)。したがって、先駆種の更新の成功は、実生バンクではなく種子バンクの恒常性 (Parker et al., 1989) に依拠している。なぜなら、先駆種は不意に発生する攪乱を更新の機会として利用しているため、その地域内の種子バンクを、時間的・空間的に満たしておくことが必要だからである (Parker et al., 1989)。

種子バンクの恒常性を時間的・空間的に保障するためには、常に多量の種子を生産し、広域に散布し続けるか (Fenner, 1987)、長期間休眠が可能な種子により埋土種子バンク形成するか、あるいはまた、その二つを複合する方法がある (Gomez-Pompa et al., 1972; Marks, 1974; 1983; Murray, 1988)。

カバノキ属に一般的である先駆種的な特性は (e.g., Jarvis, 1957; Marquis et al., 1964; Winget et al., 1965; 村井, 1970; Kinnaird, 1974)、ウダイカンバにおいても観察され、小型種子を多産し、広域へ風散布することや (柳沢, 1961)、低い耐陰性 (小池, 1987; 藤村ほか, 1988) などが挙げられる。ウダイカンバはこれらの種特性により、山火や風害、あるいは皆伐などによる大規模な攪乱の跡地に、すばやく一斉林を成立させるが (e.g., 大住ほか, 1985, 1986a; 鈴木, 1988)、安定した林冠下では更新しない (竹内, 1966)。このような先駆的な更新をするウダイカンバであるが、その種子生産量には比較的明瞭な年変動があり、ほとんど種子生産を欠く年も観察される (佐々木, 1985; 水井, 1991)。したがって、先駆的な更新に必要なと考えられる恒常的な種子バンクを、ウダイカンバも形成し得ているのかどうかは疑問である。それでは、ウダイカンバは、どのようにして種子生産の年変動を補償して、先駆的な更新を行っているのだろうか。

このような問いに答えるためには、種子散布と種子バンクの相対的な重要性 (e.g. Putz et al., 1987; Alvarez-Buyella et al., 1990) を検討する必要があるだろう。そこで種子と実生についての人口統計学的な調査を、様々な立地条件下において行った。さらに、カバノキ属の一部の種は恒常的な埋土種子バンクを形成することが知られていて (e.g., Marquis, 1975; Granström, 1982; Houle and Payette, 1990)、第2章で述べたように、ウダイカンバについても、埋土種子バンクの形成能力が高いことが予測される。はたしてウダイカンバが、実際に恒常的な埋土種子バンクを形成するかどうかを確認するために、野外での埋土種子量の調査を行った。

3.2. 調査地および調査方法

3.2.1. 種子散布数と実生発生数

3.2.1.1. 試験地

試験地は、岩手県下閉伊郡岩泉町大川南の沢に所在し、岩泉営林署管内の国有林内にある。標高約950mの北西向き緩斜面に調査区を設定した。調査区は褐色森林土に覆われていて、基岩はチャートである。最も近接する測候地点である門馬（調査区より7 km、標高680m）での記録によれば、（盛岡地方気象台, 1983-1992）、年平均気温は6.6°C、最暖月は8月で平均気温は20.2°Cであり、最寒月は2月で-5.7°Cである。また年降水量は1290mmで、冬期の積雪深は概ね1 mである。

試験地一帯は約130年生の二次林と、その皆伐跡のカラマツ新植地で構成されている。二次林の林況を記すと、樹高が胸高（1.3m）を超える個体の密度は741本/haで、胸高断面積合計は22.2m²/haである。ウダイカンバが最も優占し、密度の36%、胸高断面積の55%を占める。次に優占する種はブナであり、密度の36%、断面積合計の31%を占める。他の主な随伴種は、ホオノキ・ミズナラ・ハウチワカエデである。ブナが多く混交する比較的極相林の植物相を残した二次林であり、この地域における過去の攪乱が、徹底的なものではなかったことがうかがえる。調査初期の1985年8月に測定した林床の相対照度は、新植地が83%、二次林内では12%であった。新植地は二次林の一部が1981年に皆伐された跡であり、1982年にカラマツの苗木がhaあたり2500本植栽されている。

3.2.1.2. 試験方法

以下において実生の発生とは、種子から発芽した実生が地表に出現した状態を指す。実生の発生と生残に与える発芽床の影響を調べるため、1984年の6月に、林冠と地表の状態の異なる4種の処理を設けた。林縁のウダイカンバの母樹下から新植地の中央にかけて引いた直線に沿い、10m間隔で、5m×5mのプロットを2個ずつ八対、計16個を設置した（図-3.1）。二次林内には、5m×5mのプロットを9個、10m間隔で3列×3行の格子状に配置した。各プロットでは、まず、すべての植生を高さ10cmで下刈りした後で二分轄した。その半分では、鉄製の熊手を使用した地表の掻き起こしを行い、A₀層を除去してA層を露出させた（新植地地表攪乱区：Dp区、二次林地表攪乱区：Ds区）。また、残りの半分は対照区として放置した（新植地対照区：Cp区、二次林対照区：Cs区）。下刈りは、1985~1989年の調査期間中、毎年6月に全域において行った。また地表処理区においては、新たに堆積したリターも同時に除去した。実生の観察は、各プロットの処理区ごとに、二つの観察枠（20cm × 100cm）を設置して実施した。実生の発生数のセンサスは、新植地のDpおよびCp区では1985年から1989年にかけて、二次林内のDsおよびCs区では1985年から1988年にかけて行った。この期間、積雪期を除き2~4週間間隔で、実生の発生と消失を、個

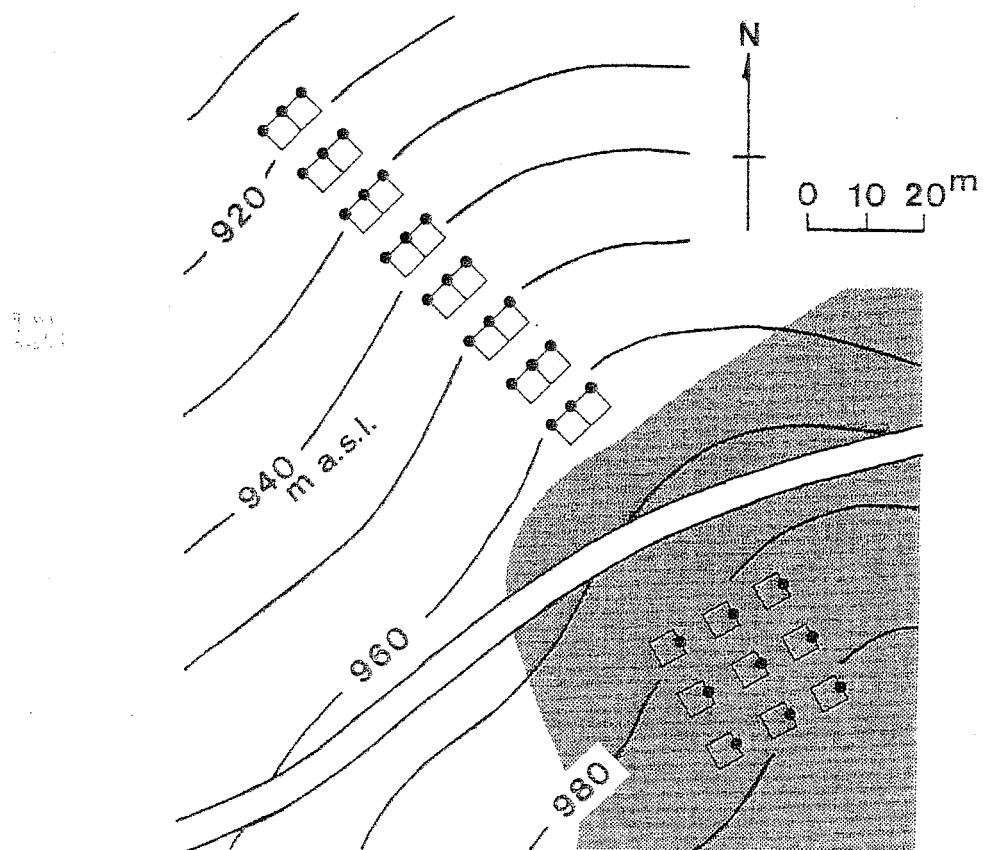


図-3.1. 試験地の配置図

灰色の部分はウダイカンバの母樹を含む二次林。それ以外はカラマツの新植地。
□:プロット, ●:トラップ

体ごとに記録した。

各プロットへの落下種子量の推定は、各プロットに隣接して面積 0.25m^2 の種子トラップを設置して行った。種子落下量のセンサスは、1984年に開始し、実生センサス終了後の1992年まで継続して行った。捕捉した種子は8月下旬から、降雪が始まる11月まで毎月一度回収した。降雪後もトラップは据え置き、融雪後の翌年5月に捕捉した種子を回収した。

回収した種子の活性は、毎年発芽試験により調べた。その年に回収した種子の総数が1000粒を超過する場合は無作為に1000粒を抽出し、また、それに満たない場合は全数を使用して、発芽試験を行った。発芽試験に使用した種子は、試験に先立ち、休眠を破るために、二か月間 4°C で低温湿層処理を行った(Nagata et al., 1977)。処理後の種子は寒天培地に播種し、毎日12時間蛍光灯を点灯した 23°C の恒温器に4週間投入して、発芽数を数えた。

3.2.2. 埋土種子集団

3.2.2.1. 調査地および調査方法

調査は、種子散布数と実生発生数と同一の調査地の、新植地において行った。埋土種子数を調査するために、リター層を含む土壌を土壌円筒（面積 100cm^2 × 厚さ 4cm ）で採集した。採取は種子集団サイズの季節変化を確かめるため2度行った。初回の1988年8月は、2年間連続した凶作年の後の発芽シーズンの終了後であり、かつ次の種子散布の開始前にあたる。二回目は1989年4月で、豊作年の翌春でかつその年の発芽時期の直前である。したがって、それぞれの採取時期は、種子集団サイズが最も小さいと推定される時期と、大きいと推定される時期とにあたる。一度につき、新植地の対照区各プロット(Cp)から1個、計16個の土壌サンプルを採集した。

採取した土壌は、落下種子と同様の条件で低温湿層処理を行なった。その後、地表から 1cm ずつ4層に切り分けてから浸水し、ふるいにより種子を分離した。分離した種子の活性は、落下種子と同様の方法の発芽試験により発芽能力を調べ、播種後4週間以内に発芽したものを、活性のある埋土種子とした。

3.3. 結果

3.3.1. 種子の落果と実生の発生

ウダイカンバの種子落下量は、北海道で観察されているように（佐々木, 1985；水井, 1991）、年により明瞭に変動した（表-3.1）。凶作年の落下数は豊作年の1%以下だった。観察期間中の最多落下年の落下数の一割以上落下した年を豊作年とすると、9年間に2回豊作年が認められた。種子の発芽率は、 $5.3\sim 38.6\%$ の間で、豊作年で高くなる傾向が認められた（表-3.1）。

各処理ごとの平均落下種子数に対する平均実生発生数の割合は、豊作年の翌春では低く、

表-3.1. 実生の発生数と前年の種子散布数

| | 発生年 | 散布種子数 (/m ²) | 発芽率1) (%) | 活性散布種子数2) (/m ²) | 地表攪乱区 | | 対照区 | |
|-----|------|-----------------------------|--------------|---------------------------------|-----------------------------|----------------|-----------------------------|----------------|
| | | | | | 実生発生数 (/m ²) | 実生発生率3) (%) | 実生発生数 (/m ²) | 実生発生率3) (%) |
| 新植地 | 1985 | 113±37 | 16.6 | 19 | 102±81 | 90.3 | 15±16 | 13.3 |
| | 1986 | 3171±1671 | 38.6 | 1224 | 215±127 | 6.8 | 63±48 | 2.0 |
| | 1987 | 32±15 | 25.0 | 8 | 36±21 | 112.5 | 17±13 | 53.1 |
| | 1988 | 20±9 | 5.3 | 1 | 26±28 | 130.0 | 16±18 | 80.0 |
| | 1989 | 3199±1327 | 30.7 | 982 | 187±201 | 5.8 | — | — |
| 二次林 | 1985 | 24±10 | 16.6 | 4 | 146±81 | 608.3 | 23±12 | 95.8 |
| | 1986 | 1701±502 | 38.6 | 657 | 108±37 | 6.4 | 38±32 | 2.2 |
| | 1987 | 7±4 | 25.0 | 2 | 39±27 | 557.1 | 13±5 | 185.7 |
| | 1988 | 10±3 | 5.3 | 1 | 35±21 | 350.0 | 12±11 | 120.0 |

1) 新植地、二次林双方に散布された種子から無作為に抽出して発芽試験を行った。

2) 散布種子数と発芽率の積

3) 実生発生数／散布種子数×100

表-3.2. 実生発生数と前年の実生散布数の相関

| 処理区 | プロット数 | 相関係数(r) | | | | |
|-------|-------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 |
| 地表攪乱区 | 16 | -0.10 | 0.88 ** | 0.67 ** | 0.73 ** | 0.70 ** |
| 対照区 | 16 | 0.34 | 0.51 * | 0.38 | 0.58 * | — |

* $p < 0.05$

** $p < 0.01$

新植地、二次林共に地表の掻き起こしを行ったDp区とDs区で5.8～6.8%、対照区のCp区とCs区で2.0～2.2%であった。しかしこの値は凶作年の翌春で極めて高くなり、新植地、二次林共に、地表の掻き起こしを行ったDp区とDs区で112.5～557.1%、対照区のCp区とCs区で53.1～185.7%で、しばしば、前年の散布種子数を上回っていた。

ウダイカンバの実生の発生数は、林冠の状態との間には有意な関係を示さなかったが、地表の状態に強く左右されていた。各年の平均実生発生数と平均種子落下数の比は、二次林の林冠下と、疎開地とほぼ同様の状態にある新植地の間では、有意な差が認められなかった ($p>0.05$, Wilcoxon検定)。一方、この平均実生発生数と平均種子落下数の比は、地表攪乱区 (Ds区とDp区) と対照区 (Cs区とCp区) の間では有意な差を示し ($p<0.005$, Wilcoxon検定)、地表攪乱区でより高くなっていた。地表攪乱区と対照区の差は、地表処理翌年の1985年に特に大きかった。

各年の、地表処理を同じくする処理区内 (Ds区とDp区、Cs区とCp区) のプロットごとの平均実生発生数は、前年の平均種子落下数に比例して (図-3.2)、対数上で両者の間に有意な直線関係が認められた (Ds区とDp区: $R^2=0.64$, $p<0.05$; Cs区とCp区: $R^2=0.83$, $p<0.005$, t 検定)。しかし、地表処理翌年の1985年のみは、地表の掻き起こしを行なったDs区とDp区での平均実生発生数が、前年の平均落下種子数に比べて不釣り合いに多く、推定した活性落下種子数 (落下種子数 \times サンプル種子の発芽率) を大きく上回っていた (表-3.1)。同様の、前年の落下種子数に較べて過大な数の実生の発生は、凶作年の翌年にあたる1987年と1988年についても観察された。

また、プロット毎の実生発生数と前年の落下種子数を、各観察年の処理別に比較した (表-3.2)。地表処理の翌年、1985年の地表攪乱区のみ無相関であったが、それ以外のいずれの観察年、処理においても正の相関が認められた。

3.3.2. 埋土種子集団

地表下4 cmまでの間から検出された種子数を表-3.3に示す。大半の種子は、地表付近の浅い部分に埋土していたが、一部はA層下部からも出土した。埋土種子の色は、明褐色と暗褐色の2種類に分別できた。人工埋土試験により、新規の落下種子は一年以上明褐色を保つことが観察されているので、サンプルの中の明褐色の種子は最近の落下種子であり、暗褐色の種子は相対的に長期間埋土している種子であると判断される。明褐色の種子は、地表から深さ1 cmまでの最上層にのみ見られたが、暗褐色の種子はより深い層からも発見された。地表下4 cmまでの間から出土したウダイカンバ種子の内、約0.9%が発芽能力を持つ活性埋土種子であった。

2回の土壌試料採取時期の間の活性埋土種子数の変化は、地表層 (0～1cm) とそれより深い層 (1～4cm) との間で異なっていた。地表層の活性埋土種子は、1988年8月から翌1989年4月の間に大きく増加したが、それより深い層では余り変化しなかった。このことは、新規落下種子が埋土種子集団の大きさに与える影響は、地表付近にとどまることを示して

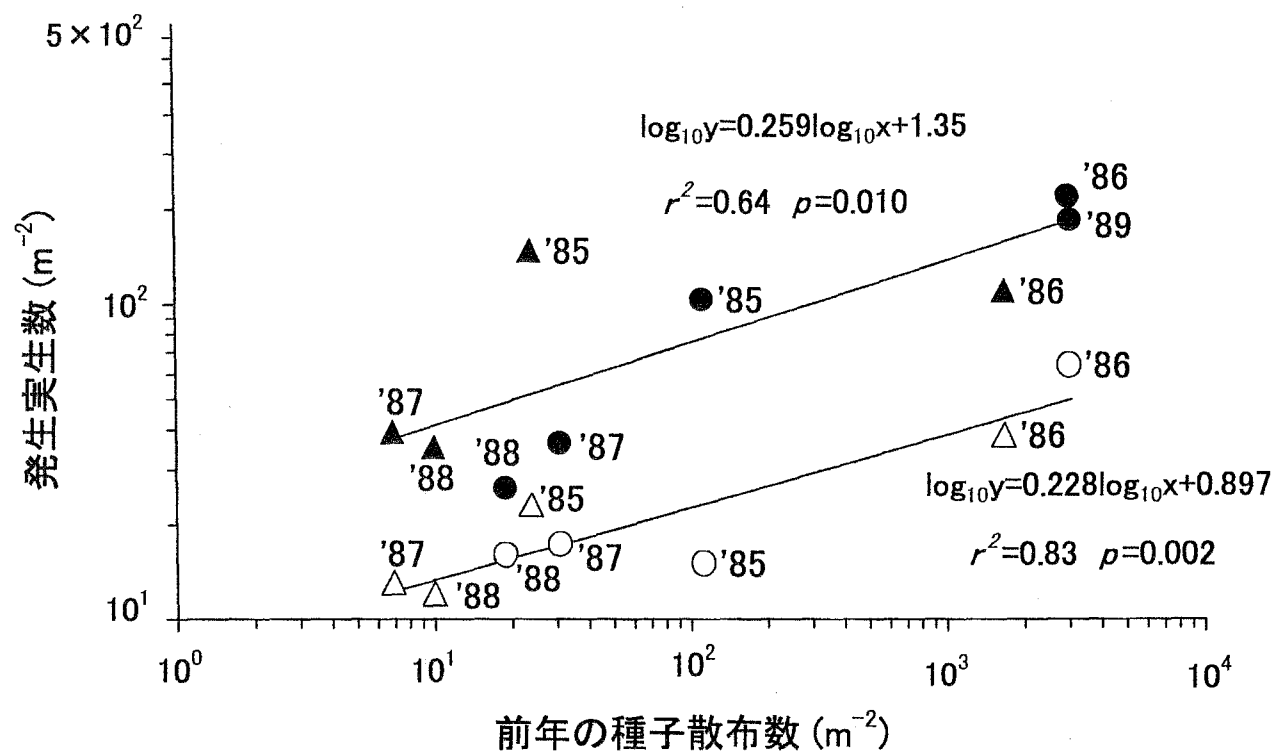


図-3.2. 実生の発生本数と前年の落下種子数
各処理ごとの平均値。新植地—地表攪乱区: ●, 二次林—地表攪乱区: ▲,
新植地—対照区: ○, 二次林—対照区: △

表-3.3. ウダイカンバの埋土種子集団の土壌深度別の季節変化

| 採取時期 | 土壌深 (cm) | 埋土種子数(a) (/100cm ³) | 活性埋土種子数(b) (/100cm ³) | 活性率(%) (b)/(a) |
|---------|-------------|------------------------------------|--------------------------------------|-------------------|
| 1988年8月 | 0~1 | 170.9±180.1 | 0.6±1.2 | 0.4 |
| | 1~2 | 249.4±142.2 | 1.9±1.7 | 0.8 |
| | 2~3 | 277.6±134.2 | 2.6±2.5 | 0.9 |
| | 3~4 | 231.9±88.9 | 3.0±3.2 | 1.3 |
| | 1~4計 | 758.9±280.7* | 7.5±4.8* | 1 |
| | 0~4計 | 929.8±376.5** | 8.1±4.6** | 0.9 |
| 1989年4月 | 0~1 | 231.3±207.9 | 7.3±7.8 | 3.1 |
| | 1~2 | 401.9±179.3 | 2.4±2.3 | 0.6 |
| | 2~3 | 338.0±124.2 | 2.0±2.5 | 0.6 |
| | 3~4 | 301.9±178.8 | 2.8±3.4 | 0.9 |
| | 1~4計1) | 1041.8±406.1* | 7.1±5.6* | 0.7 |
| | 0~4計2) | 1273.8±474.5** | 14.4±9.0** | 1.1 |

* 300m³あたり

** 400m³あたり

いる。

3.4. 考察

ウダイカンバの実生発生数は、基本的に前年の落下種子数に同調するので、発生した実生の主たる供給源は前年の落果種子であると考えられる。しかし地表攪乱処理の翌年に、発芽活性を持つと推定された落下種子数よりも多くの実生が発生したことは、埋土種子も実生の供給源として参与していることを示唆する。

第2章で述べたように、人工的な埋土試験は、ウダイカンバ種子が土中で数年以上発生能力を保つことを示していたが、野外調査の結果は、ウダイカンバが恒常的な埋土種子集団 (Thompson et al., 1979) を形成することを実証した。地表面より深さ1 cmまでの間の発芽活性のある埋土種子数は季節により大きく変化し、地表近くでは、落下種子による加入と発芽による離脱が、埋土種子集団の動態に大きく影響していること (McGraw and Vavrec, 1989; Houle, 1992) を示していた。しかし、種子の色により最近落下した種子は含まれないと推定されるより深い1~4 cmの間では、活性のある埋土種子数は季節により変化せず安定していた。深さ1~4 cmの間の土壌から出土した発芽活性のある埋土種子数は、豊作年に落下する活性種子数に匹敵していた。このことは、埋土種子集団が、地表攪乱時における実生の供給源として、高い潜在力を持つことを示している。

通常、先駆的な更新を行なう種は、小型種子を大量に付け、種子生産量の年変動は少ない (Marks, 1974; Milton et al., 1982)。それらは種子を散布し続けることにより、非予測的に発生する、うつろいやすいセーフサイトでの更新の確率を高めている。ウダイカンバは、大量の小型で翼を持った種子を生産する点では、先駆種の一般的な特性と一致するものの、種子生産において明瞭な豊凶の波を持つ点では、一致しないように考えられる。ウダイカンバが前年の散布種子によってのみ更新するとすれば、このような種子生産の年変動は、個体群の維持に不利に働くと考えられる。なぜなら、凶作年に攪乱が起きた場合は、更新できないからである。

今回の試験で得られた結果は、恒常的な埋土種子集団の形成が時間的な散布として機能し、凶作年に攪乱が発生した場合に実生を供給するという保障的な役割を持つことを示している。逆に恒常的な埋土種子手段を形成しない種については、種子生産の年変動が小さく、恒常的に種子が供給される傾向を持つことが予想される。このことは同属のシラカンバが、ウダイカンバとは対照的に種子生産の年変動が小さく (水井, 1991)、第2章で示したように、恒常的な埋土種子バンクを形成しないと予測されることから支持されよう。落下種子による空間的散布と、埋土種子による時間的散布という、種子散布の二つの形態の組み合わせにより、ウダイカンバは不意に発生するセーフサイトを捉えて更新し、個体群を維持しているのだろう。

ウダイカンバ実生は、林冠下、新植地の間の被陰の差に関わらず発生したが、このことは、ウダイカンバが光発芽種子であるであるという事実と矛盾するものではない。なぜな

ら、ウダイカンバは全暗条件では発芽できないが、相対照度1%で発芽可能であり(今田・玉利, 1955)、今回の試験を行った二次林の林床の明るさは、実生の発芽に十分であったと判断されるからである。したがって、ウダイカンバ種子にとって光は、その場に林冠ギャップが形成されたかどうかではなく、攪乱により種子が地表へ露出したかどうかを示すサインとして機能しているものと思われる。地表の攪乱は、既に知られているとおりウダイカンバの更新に不可欠であった(竹内, 1966; 石塚ほか, 1982)。なぜなら、他の小型種子を持つ種にとってと同様に(e.g. Linteau, 1948; Hutnik, 1952; Godman et al., 1960; Kinnaird, 1974)、厚いリターの堆積は、ウダイカンバ実生の発芽と定着を阻害するからである。

このように、ウダイカンバの更新は、Houle (1992) が北米において、同じカバノキ属の *B. alleghaniensis* について明らかにしたのと同様に、林冠の疎開ではなく地表の状態に強く依存していた。安定した森林群集内では、地表が攪乱されたマイクロサイトが乏しいと推測されるが、このことは、林冠下でウダイカンバの実生の発生を抑制し、実生バンクの形成を阻害する一因となっているものと考えられる。

4. ウダイカンバ実生の消長と死亡要因

4.1. 本章の目的

本章では、ウダイカンバの実生バンクの形成過程についての詳細な理解を得るために、更新立地と発生した実生の消長を比較する。特に実生の死亡の様式に注目し、先駆種であるウダイカンバの高い実生死亡率の原因を明らかにする。

植物にとって更新初期過程は大変過酷であり、ほとんどの実生は最終的に定着に失敗する (Harper, 1977)。このことは特に先駆的な更新をする樹種に顕著で、その実生の死亡率は被陰下で極めて高くなる (e.g. Swaine and Whitmore, 1988)。通常先駆種の種子は、種子の大きさと種子散布効率との間の相反する関係により (Howe and Kerckhove, 1980; Venable and Brown, 1988; Green and Johnson, 1993; Nakashizuka *et al.*, 1995)、小型であることが多い。このような小型種子より発生した先駆種の実生はやはり小型で、被陰下での生存に不利であるとも考えられている (Grime and Jeffery, 1965; Augspurger, 1984; Osunkoya *et al.*, 1993; Leishman and Westoby, 1994; Grubb *et al.*, 1996)。

先駆的な更新をする樹種の実生個体群についての人口統計学的な研究は多数みられるが、それらの実生個体群の具体的な消失過程の詳細、つまり、どのような原因により、どのような機構と過程を通して、被陰が先駆樹種の実生に高い死亡率をもたらしているのかといことは、まだ十分には記録されていない。

第3章において、ウダイカンバの実生は樹冠による被陰の有無に関わり無く発生することを明らかにした (Osumi and Sakurai, 1997)。したがって、先駆的な更新を行うウダイカンバにとって、林冠下で恒常的な実生バンクが存在しないことは、実生発生後の高い死亡によるものと推測される。本章では6年間の野外観察で得られたデータをもとに、ウダイカンバの実生が死亡する過程と機構を解析する。具体的には、高い死亡率をもたらす要因とその多様性、林冠下と疎開地の死亡様式の違い、実生が小型であることが死亡に与える影響などを焦点として議論を行なう。

4.2. 調査地および調査方法

4.2.1. 調査地

調査地は、第3章で扱った種子散布数と実生発生数の調査と同一である。調査地は、ブナおよびミズナラの優占する130年生の広葉樹の二次林と、それに隣接するカラマツの新植地で構成されている。調査初期の1985年の8月の測定では、二次林の林床および新植地の林床の相対照度は、それぞれ12%と83%であった。

実生の死亡が集中する夏季の気候を、調査期間内の各年について簡潔に集約すると、1985年、1986年および1989年には、10日間以上降雨の少ない日が続く強い乾燥期間が観測さ

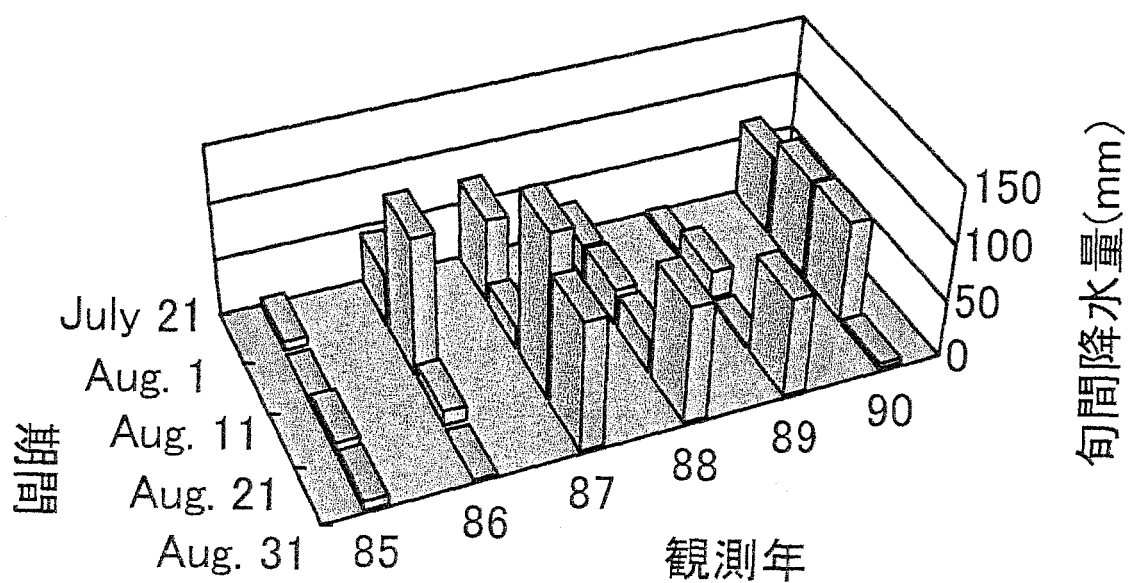


図-4.1. 夏期における降水量
岩手県川井村門馬

れたが、1987年、1988年、1990年の夏季には間断なく降雨があり湿潤で、明瞭な乾燥期間は認められなかった（図-4.1.）。

4.2.2. 調査方法

第3章で報告した、異なった立地における実生発生量の試験地において、発生した実生の消長調査を行った。調査地には、第3章第2節に詳述したとおり、上層の林冠の有無と、地表攪乱の有無の組み合わせにより、4種の処理区が設定されている。

それぞれの処理区の各プロットの各観察枠(20cm × 100cm)において、1985年から1988年にかけて発生した4つのコホートの動態を、発生後3年間追跡した。実生は脇に小さな番号付きの旗を立てて個体識別した。実生のセンサスは2～4週間おきに実施し、それぞれの生死の状態を記録するとともに、実生の死亡要因を、それぞれの外見より推定した。死亡要因推定の基準は以下のとおりである。

- 1) 乾燥：立ち枯れた実生で、葉と茎はしおれて赤褐色を呈する。夏季に集中して観察された。
- 2) 流亡：根が洗い出され、あるいは抜けることにより倒伏して死亡した実生である。二次林の樹冠下に限定して観察され、林冠から落下する水滴が、このタイプの死亡を起こしていると推定される。
- 3) 寒さの害：実生の茎が暗褐色に変色して死亡しているもので、11～5月の間の冬季間にのみ観察された。霜の凍上により根抜けしている個体もある。
- 4) 動物の害：二つのタイプがあり、一つは不明な動物により食害されたものであり、もう一つは、ネズミの巣穴の周辺に位置したため、その活動により埋められたか引き抜かれた実生である。
- 5) 衰弱：茎が凋萎あるいは腐敗して死亡した実生で、他に明白な原因が見つからないものである。
- 6) 消失：存在を確認できなかった実生である。

この研究の中では、他の植生や同種の実生による被陰は、死亡要因として考慮にいれなかった。その理由は、調査期間を通して他の植生は繰り返し刈り払われており、また同種の実生は互いに被陰し合うほど大きくなかったためである。このような状態は、ウダイカンバの更新初期の環境としては例外的なものではない。この種は、土壤の攪乱をともなうような強度の攪乱の中で更新するが（竹内, 1966；Osumi and Sakurai, 1997）、そのようなところでは、通常、他の植生も減少していると考えられるからである。

4.2.3. 試料解析

実生の生残に与える立地条件の影響を、実生の生死を従属変数とし、林冠の状態、地表処理、実生発生年、実生の齢を独立変数として、対数線形モデルにより解析した。任意の二つのグループ間の死亡要因構成の類似性は、以下の手順で推定した。まず、“消失”を

除く各死亡要因が引き起こした年間死亡率を、比較を行うそれぞれのグループについて求めた。次に二つのグループの要因別の死亡率より、類似度 (SR : Janssen, 1975) を計算した。

$$SR = \sum_i x_i \cdot y_i / (\sum_i x_i^2 + \sum_i y_i^2 - \sum_i x_i \cdot y_i)$$

ここで、 x_i は、グループ x における要因 i による死亡率であり、 y_i は、グループ y における要因 i による死亡率である。

SR は、両グループの死亡要因の組み合わせが完全に一致すれば1の値をとり、完全に不一致であれば0の値をとる。3つ以上のグループ間の類似度は、グループ間の総当りによるすべての対についての SR の平均値で表わした。

年死亡率および死亡要因構成の時間的空間的な不均一性は、解析を行うのに十分な量のデータを蓄積できた新植地と二次林内の地表攪乱区において検証した。空間的な不均一性については、発生年を同じくする同一コホートについて、同じ処理区内の各観察枠間で評価した。時間的な不均一性は、同一の観察枠のコホート間で比較評価した。死亡の密度依存性は、新植地と二次林内の地表攪乱区において、当年生実生を対象に検証した。

4.3 結果

4.3.1. 実生の死亡に与える立地条件および齢の影響

当年生実生の死亡率は、林冠や地表の状態、あるいは発生年に関わりなく、常に80%以上の高い値を示していた (表-4.1.)。その後年死亡率は、実生の加齢にしたがって大きく減少した。林冠や地表の状態と実生の発生年は、それぞれ当年生実生の年間死亡率に有意な影響を与えていたが ($p < 0.01$, 対数線形モデル解析)、より年をとった実生の死亡には影響力が低下していた (表-4.2.)。林冠の状態と発生年は、実生の死亡に対して地表の状態よりも強い影響を与えていた。林冠と地表の状態は、どちらも発生年との間に有意な交互作用を持っていた ($p < 0.05$, 対数線形モデル解析)、それらの立地条件の影響が年によりに変化することを示していた。当年生実生は二次林の林冠下よりも疎開した新植地でより多く生き残っていた。しかしながら年死亡率の林冠の状態による違いは、夏季の乾燥が激しかった1985、1986両年では小さかった。これは、これらの年においては、新植地でも二次林内同様に死亡率が高かったためである。地表の状態の影響については、地表攪乱区で対照区よりも実生の死亡率が低くなっていることが観察された。1年生以上の実生の死亡率は、当年生実生の死亡率に比べて、立地条件や発生年より影響される度合いが小さかった (表-4.2.)。

発生後最初の3年間の死亡率は、林冠および地表の状態、発生年を異にするすべての処理について90~100%の間に達していた (表-4.1.)。二次林の林冠下における実生の死亡率

表-4.1. 各観察年に発生した実生コホートの発生後3年間の動態

| 処理区 | 新植地-地表攪乱区 | | | | | | | 新植地-対照区 | | | | | | | 二次林-地表攪乱区 | | | | | | | 二次林-対照区 | | | | | | | |
|---------------|-----------|------|------|------|------|------|------|---------|------|------|------|------|------|------|-----------|------|------|-------|------|------|-------|---------|------|-------|-------|------|-------|-------|--|
| 齢\発生年 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1991 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1991 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1991 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1991 | |
| 当年生 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 総発生実生数 | 327 | 687 | 116 | 83 | | | | 47 | 202 | 54 | 50 | | | | 263 | 194 | 71 | 63 | | | | 41 | 68 | 23 | 22 | | | | |
| 期間中の死亡個体数 | 273 | 652 | 95 | 69 | | | | 41 | 200 | 41 | 47 | | | | 241 | 181 | 66 | 60 | | | | 41 | 67 | 21 | 22 | | | | |
| 期間死亡率(%) | 83.5 | 94.9 | 81.9 | 83.1 | | | | 87.2 | 99.0 | 75.9 | 94.0 | | | | 91.6 | 93.3 | 93.0 | 95.2 | | | | 100.0 | 98.5 | 92.8 | 100.0 | | | | |
| | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | | |
| 1年生 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 期首の生存個体数 | | 54 | 35 | 21 | 14 | | | 6 | 2 | 13 | 3 | | | | 22 | 13 | 5 | 3 | | | | 0 | 1 | 2 | 0 | | | | |
| 期間中の死亡個体数 | | 18 | 15 | 12 | 7 | | | 3 | 1 | 9 | 2 | | | | 12 | 6 | 3 | 2 | | | | 0 | 0 | 1 | 0 | | | | |
| 期間死亡率(%) | | 33.3 | 42.9 | 57.1 | 50.0 | | | 50.0 | 50.0 | 69.2 | 66.7 | | | | 54.5 | 46.2 | 60.0 | 66.6 | | | | — | 0.0 | 50.0 | — | | | | |
| | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | |
| 2年生 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 期首の生存個体数 | | | 36 | 20 | 9 | 7 | | | 3 | 1 | 4 | 1 | | | 10 | 7 | 2 | 1 | | | | 0 | 1 | 1 | 0 | | | | |
| 期間中の死亡個体数 | | | 2 | 4 | 4 | 3 | | | 1 | 0 | 2 | 0 | | | 3 | 4 | 1 | 1 | | | | 0 | 0 | 1 | 0 | | | | |
| 期間死亡率(%) | | | 5.6 | 20.0 | 44.4 | 49.9 | | | 33.3 | 0.0 | 50.0 | 0.0 | | | 30.0 | 57.1 | 50.0 | 100.0 | | | | — | 0.0 | 100.0 | — | | | | |
| | | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | |
| 3年生 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 期首の生存個体数 | | | | 34 | 16 | 5 | 4 | | | | 2 | 1 | 2 | 1 | | | 7 | 3 | 1 | 0 | | | | | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| 発生後3年間死亡した個体数 | | | | 293 | 671 | 111 | 79 | | | | 45 | 201 | 52 | 49 | | | | 256 | 191 | 70 | 63 | | | | 41 | 67 | 23 | 22 | |
| 発生後3年間の死亡率 | | | | 89.6 | 97.7 | 95.7 | 95.2 | | | | 95.7 | 99.5 | 96.3 | 98.0 | | | | 97.3 | 98.5 | 98.6 | 100.0 | | | | 100.0 | 98.5 | 100.0 | 100.0 | |

表-4.2. 各樹齡の実生の生残に及ぼす立地およびコホートの影響(対数線形モデル解析)

| 要因 | df | 当年生 | | 1年生 | | 2年生 | |
|----------------|----|----------|------------|----------|------------|----------|------------|
| | | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| 林冠(疎開地—林内) | 1 | 15.01 | <0.001 | 1.07 | 0.301 N.S. | 6.21 | 0.013 |
| 地表(攪乱地—対照区) | 1 | 5.86 | 0.015 | 0.48 | 0.490 N.S. | 0.24 | 0.623 N.S. |
| コホート(発生年) | 3 | 62.65 | <0.001 | 4.21 | 0.240 N.S. | 10.21 | 0.017 |
| 林冠 × 地表 | 1 | 0.46 | 0.499 N.S. | 0.91 | 0.341 N.S. | 0.16 | 0.690 N.S. |
| 林冠 × コホート | 3 | 10.77 | 0.013 | 1.16 | 0.762 N.S. | 0.56 | 0.906 N.S. |
| 地表 × コホート | 3 | 9.79 | 0.020 | 0.17 | 0.983 N.S. | 2.89 | 0.409 N.S. |
| 林冠 × 地表 × コホート | 3 | 1.83 | 0.609 N.S. | 0.03 | 0.999 N.S. | 0.70 | 0.873 N.S. |

表-4.3. 発生後3年間を通しての実生の生残に及ぼす立地およびコホートの影響(対数線形モデル解析)

| 要因 | df | χ^2 | P |
|----------------|----|----------|------------|
| 林冠(疎開地—林内) | 1 | 15.11 | <0.001 |
| 地表(攪乱地—対照区) | 1 | 2.88 | 0.090 N.S. |
| コホート(発生年) | 3 | 29.35 | <0.001 |
| 林冠 × 地表 | 1 | 0.73 | 0.392 N.S. |
| 林冠 × コホート | 3 | 3.86 | 0.277 N.S. |
| 地表 × コホート | 3 | 0.91 | 0.824 N.S. |
| 林冠 × 地表 × コホート | 3 | 0.90 | 0.825 N.S. |

は、疎開した新植地でのそれよりも有意に高くなっていた ($p=0.027$, t -検定)。発生年はこの3年間を通しての実生の生存にも有意な影響を与えていて (表-4.3.)、当年生における発生年間の大きな死亡率の変動が更新初期の実生個体群に与える影響は、長期間残留することが示された。

4.3.2. 実生の死亡要因

実生の死亡要因の解析は、当年生実生と1年生以上の実生とに分けて行った。消失して不明となった個体を除けば、当年生実生の死亡に最も貢献した死亡要因は、乾燥と寒さの害であった (表-4.4.)。乾燥による死亡は、夏季に厳しい乾燥が発生した1985年と1986年では、消失以外で最多であり、林冠の有無に無関係に発生していた。しかしその発生は観察年により大きく変化し、夏季が湿潤であった1987年と1988年には極めて少なくなっていた。寒さの害による実生の死亡は冬季の落葉期間に発生し、これも林冠の状態には無関係であった。寒さの害による実生の死亡のうち、過半の事例では霜柱による凍上や根抜けをともなっていた。衰弱による実生の死亡は、夏が比較的冷涼で湿潤であった1987年と1988年に多く見られた。地表処理間で死亡率が異なる死亡要因は見出せなかった。このように当年生実生の多くの死亡要因は、発生率において大きな年変動を示した。しかし、立地依存性の死亡は、当年生実生の流亡による死亡においてのみ明確に認められた。この場合、死亡は二次林の林冠下でより多くなっていたが、年死亡率への寄与は小さい。したがって、ウダイカンバの当年生実生の死亡様式は、樹冠や地表などの立地状態に関わり無く、概ね一様であったといえる。

1年生以上の実生にとって、主要な死亡要因は寒さの害と衰弱であった。乾燥による死亡は、当年生実生と異なり少なく、夏に強い乾燥が発生した1986年においてもわずかであった。

発生後3年間の死亡率にもっとも寄与していた当年生の実生の死亡について、その要因の構成を、各立地および発生年の間で比較した。その結果、実生の死亡要因の構成は、発生年を同じくする同一コホート内においては、林冠や地表状態の相違を超えて比較的高い類似性を示していて、各処理間の SR の平均値は、0.59~0.89であった。死亡要因の構成は、一方で、同一立地内のコホート間では低い類似性を示し、 SR の平均は0.34~0.41であった。

4.3.3. 実生の死亡様式の時間的空間的な不均一性

当年生実生の年間死亡率の時間的および空間的な不均一性を、新植地および二次林内それぞれの地表攪乱区の各観察枠間で検討した (表-4.5.)。多くのコホートにおいて、当年生実生の死亡率は、観察枠間で有意な空間的な不均一性を見せた ($p<0.05$, χ^2 -検定)。このばらつきには、有意な密度依存性は認められなかった ($p>0.05$, t -検定)。同一観察枠における当年生実生の死亡率のコホート間の差は、新植地においては半数の観察枠で有意で

表-4.4. 推定された死亡要因別の年死亡率

| 年齢 | 新植地-地表攪乱区 | | | | | | 新植地-対照区 | | | | | | 二次林-地表攪乱区 | | | | | | 二次林-対照区 | | | | | | |
|------|-----------|------|------|------|------|------|---------|------|------|------|------|------|-----------|------|------|------|------|------|---------|-------|------|------|-------|-------|------|
| | 推定死亡要因 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 |
| 当年生 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 乾燥 | | 31.2 | 26.5 | 0.9 | 3.6 | | | 40.4 | 35.1 | 7.4 | 0.0 | | | 35.0 | 43.8 | 2.8 | 0.0 | | | 53.7 | 36.8 | 4.3 | 0.0 | | |
| 流亡 | | 2.1 | 0.1 | 3.4 | 3.6 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 8.0 | | | 8.7 | 11.9 | 23.9 | 23.8 | | | 7.3 | 1.5 | 8.7 | 9.1 | | |
| 寒さの害 | | 2.8 | 9.8 | 12.9 | 21.7 | | | 8.5 | 9.9 | 11.1 | 10.0 | | | 1.1 | 6.2 | 8.5 | 22.2 | | | 2.4 | 8.8 | 17.4 | 18.2 | | |
| 動物の害 | | 0.0 | 0.6 | 0.9 | 3.6 | | | 0.0 | 1.5 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 2.1 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 2.9 | 0.0 | 4.5 | | |
| 衰弱 | | 0.3 | 0.4 | 18.1 | 6.0 | | | 6.4 | 0.5 | 20.4 | 24.0 | | | 1.9 | 2.1 | 12.7 | 9.5 | | | 0.0 | 0.0 | 14.5 | 4.5 | | |
| 消失 | | 47.1 | 57.5 | 46.6 | 44.6 | | | 31.9 | 52.0 | 37.0 | 52.0 | | | 44.9 | 27.3 | 45.1 | 39.7 | | | 36.6 | 48.5 | 47.8 | 63.6 | | |
| 計 | | 83.5 | 94.9 | 81.9 | 83.1 | | | 87.2 | 99.0 | 75.9 | 94.0 | | | 91.6 | 93.3 | 93.0 | 95.2 | | | 100.0 | 98.5 | 92.8 | 100.0 | | |
| | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | |
| 1年生 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 乾燥 | | | 5.6 | 0.0 | 0.0 | 21.4 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 9.1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — | |
| 流亡 | | | 3.7 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — | |
| 寒さの害 | | | 18.5 | 25.7 | 19.0 | 21.4 | | | 16.7 | 50.0 | 30.8 | 66.7 | | | 31.8 | 23.1 | 40.0 | 33.3 | | | — | 0.0 | 50.0 | — | |
| 動物の害 | | | 0.0 | 0.0 | 14.3 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 4.5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — | |
| 衰弱 | | | 0.0 | 5.7 | 9.5 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 30.8 | 0.0 | | | 0.0 | 15.4 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — | |
| 消失 | | | 5.6 | 11.4 | 14.3 | 7.1 | | | 33.3 | 0.0 | 7.7 | 0.0 | | | 9.1 | 7.7 | 20.0 | 33.3 | | | — | 0.0 | 0.0 | — | |
| 計 | | | 33.3 | 42.9 | 57.1 | 50.0 | | | 50.0 | 50.0 | 69.2 | 66.7 | | | 54.5 | 46.2 | 60.0 | 66.6 | | | — | 0.0 | 50.0 | — | |
| | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | | | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | |
| 2年生 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 乾燥 | | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — |
| 流亡 | | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — |
| 寒さの害 | | | | 5.6 | 5.0 | 11.1 | 28.6 | | | 33.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 10.0 | 42.9 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 100.0 | — |
| 動物の害 | | | | 0.0 | 5.0 | 0.0 | 14.3 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — |
| 衰弱 | | | | 0.0 | 0.0 | 11.1 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | | | 0.0 | 14.3 | 0.0 | 0.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — |
| 消失 | | | | 0.0 | 10.0 | 22.2 | 0.0 | | | 0.0 | 0.0 | 50.0 | 0.0 | | | 20.0 | 0.0 | 50.0 | 100.0 | | | — | 0.0 | 0.0 | — |
| 計 | | | | 5.6 | 20.0 | 44.4 | 49.9 | | | 33.3 | 0.0 | 50.0 | 0.0 | | | 30.0 | 57.1 | 50.0 | 100.0 | | | — | 0.0 | 100.0 | — |

表-4.5. 当年生実生の死亡発生率の時間的および空間的変動

| | コホート (発生年) | <i>p</i> | |
|---|---------------|------------|------------|
| | | 新植地-地表攪乱区 | 二次林-地表攪乱区 |
| 同一コホート内の調査枠間の違い (χ^2 検定) | 1985 | 0.046 | 0.001 |
| | 1986 | 0.001 | 0.039 |
| | 1987 | 0.008 | 0.746 N.S. |
| | 1988 | 0.625 N.S. | 0.030 |
| 同一調査枠におけるコホート間の違い (有意な違いを示した調査枠数 [†] / 総調査枠数) | | 8/16 | 1/9 |

[†] $p < 0.05$; χ^2 検定

表-4.6. 当年生実生の死亡要因構成の時間的および空間的変動

| | コホート (発生年) | 新植地-地表攪乱 区 | 二次林-地表攪乱 区 |
|----------------------------------|---------------|---------------|---------------|
| 同一コホート内の各調査枠間の類似度 (<i>SR</i>) | 1985 | 0.52 ± 0.39 | 0.64 ± 0.31 |
| | 1986 | 0.67 ± 0.21 | 0.50 ± 0.33 |
| | 1987 | 0.21 ± 0.30 | 0.34 ± 0.25 |
| | 1988 | 0.18 ± 0.33 | 0.41 ± 0.26 |
| 同一調査枠におけるコホート間の類似度 (<i>SR</i>) | | 0.23 ± 0.31 | 0.34 ± 0.36 |

数値は平均±標準偏差

あったが ($p < 0.05$, χ^2 検定)、二次林内では死亡率が常時高いこともあり、有意な差は一ヶ所の観察枠で検出されたにとどまっていた。

当年生実生の死亡要因の構成比の空間的・時間的な不均一性を、年間死亡率と同様に地表攪乱区において解析した(表-4.6.)。同一の林冠条件下の各観察枠での死亡要因構成は、1985年と1986年に発生したそれぞれのコホート内においては、互いによく類似していたが、1987年と1988年に発生したコホート内においては、類似性が低くなっていた。前の二年における高い類似性は、乾燥が死亡要因として大きく優占していたことに起因するのだろう。一方で後の二年における低い類似性は、夏が湿潤で卓越する死亡要因が無かったことによるのだろう。同一観察枠における死亡要因の構成比は、発生年によるコホート間で低い類似性を示していた。

4.3.4. 実生のサイズと死亡

発生年別のどのコホートについても、発生後3年間生残した実生の稚樹高は、林冠が疎開した新植地のものが二次林の閉鎖した樹冠下のものに較べて、明らかに大きかった ($p = 0.023$, Sign 検定)。一方、地表攪乱区と対照区の実生の間では、有意な差は見られなかった。

1年生以上の実生について、死亡発生のサイズ依存性を検証した(図-4.2)。成育期に先がけた春の時点での稚樹高を、引き続き1年間を生き延びた個体と死亡した個体の間で比較したところ、稚樹高が低い個体が高い死亡率を受ける傾向が見られた。林冠が疎開した新植地では、サイズの大きい個体が存在するため同一コホート内の稚樹高の幅が広がっていたが、そこでは1年後に死亡していた個体は、生存していた個体より有意に小さかった ($p < 0.05$, t 検定)。二次林の林冠下では、被陰により、全ての個体の稚樹高は一様に低くとどまっていたため、1年後に死亡した個体と生き残った個体の間に、有意な稚樹高の差は検出できなかった。死亡個体のうち稚樹高が1 cm以下と低いものは、より大きい死亡個体に較べて乾燥や寒さの害を多く受ける傾向があったが、統計的に有意ではなかった (χ^2 検定)。

4.4. 考察

4.4.1. ウダイカンバ実生の定着と立地条件

一般的にカバノキ属の樹種は、疎開地の腐植や落葉層を欠いた立地に更新するが(e.g. 中野・村井, 1970; Peralá and Alm, 1990)、ウダイカンバもその例外ではない。林冠ギャップに依存した発芽を先駆種を極相種から区分するための基準とすることは、熱帯雨林や(e.g. Swaine and Whitmore, 1988) 温帯林において(e.g. Bazzaz, 1979) 提案されている。しかしながら調査したウダイカンバの個体群では、発芽の生起そのものではなく、発芽した実生の生存をギャップに依存していることが、この種の先駆種的な更新形態に結び

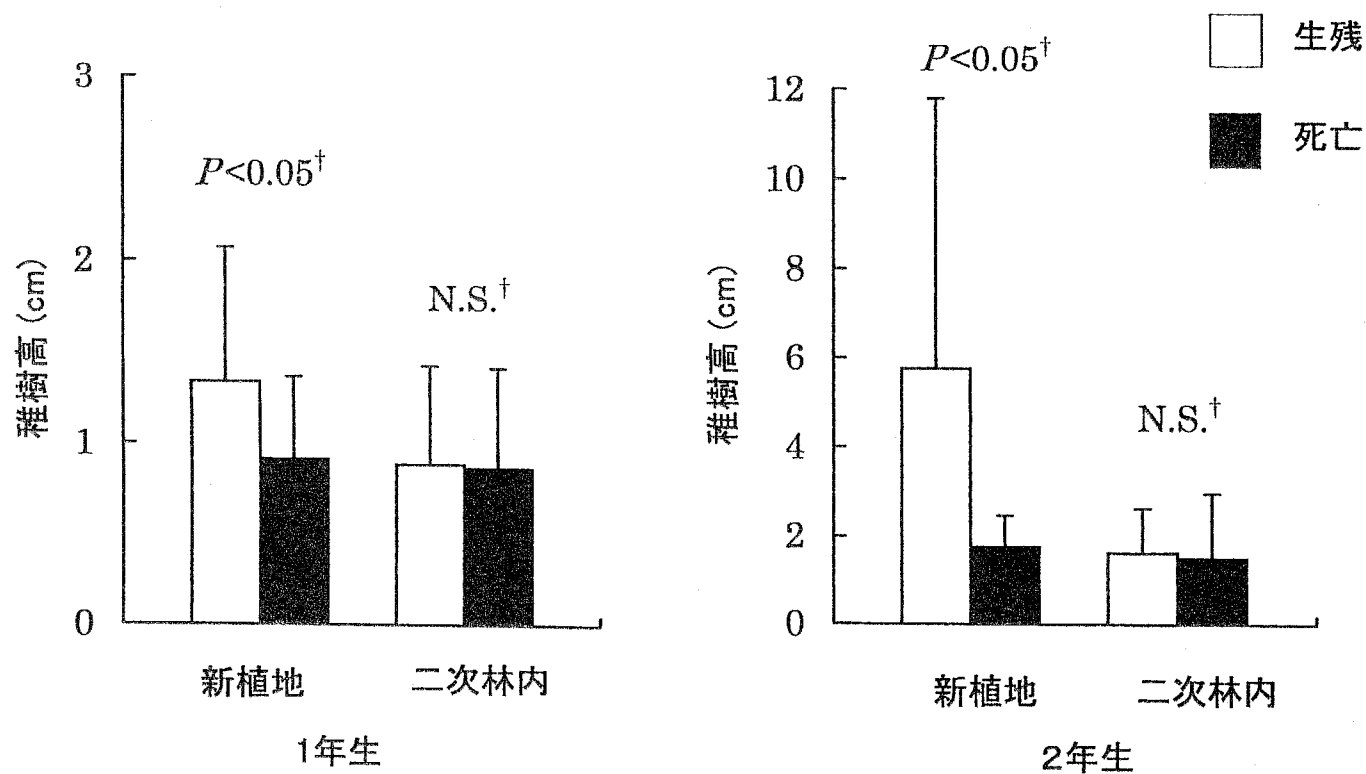


図-4.2. 年齢、生死ごとに分けた生育期間開始時における実生の高さ
縦棒は平均値を表し、縦棒の上の線は標準偏差を表す。† t-test.

ついていた。つまり、新たに散布された種子は、樹冠の状態にかかわらず発芽するものの (Osumi and Sakurai, 1997)、今回の研究で示したように、発芽した実生は林冠下での高い死亡から逃れることができなかったのである。

ウダイカンバの高い死亡率は、複数の死亡要因により引き起こされていた。それらは、疎開地、林冠下双方の立地において、ともに乾燥や寒さの害などであり、死亡要因の構成も概ね類似していた。したがって双方の立地における死亡の発生様式は、危険の質よりも強度に違いがあると考えられた。

4.4.2. ウダイカンバの実生バンクの時間的空間的不安定さ

当年生実生の死亡は、観察枠 (0.2m^2) という微小なスケールの単位で、時間空間的な不均一性を示していた。年死亡率と死亡要因の構成は、隣接する観察枠間でも変動を示した。同一の処理区内の各観察枠は、あらかじめ様な立地状態とすべく地表処理が行われていたにもかかわらず、実生の更新立地としては十分に様ではなかったのであろう。微小なスケールでの環境の不均一性は、個々の植物の発芽や成長にとって極めて重要であり

(Harper, 1977)、しばしば、より大きなスケールでの環境傾度が与える影響をしのぐことが知られている (Gray and Spies, 1997)。また、そのような環境の不均一性は、小型種子から発生した実生に、より強い影響を与える (Osunkoya *et al.*, 1993)。先に示したように、相対的な意味で実生の生存にとって、好ましい立地であると結論した疎開地においてさえ、発生した実生の大部分は3年以内に死亡した。このことは、ある実生個体にとって好適な更新立地のすぐ周囲は、その隣人の生存にとっても好適であるとは限らないことを示唆しているといえる。

死亡要因の構成は、実生発生年別のコホートごとにも変化していて、卓越する死亡要因は年毎に入れ替わっていた。そのような多様で変化する死亡要因は、微小なスケールでのサイトの安全性や実生の死亡パターンに時間的な変化を与える。実生の死亡パターンは、同じ立地においても (e.g. Fowler, 1988; Borchert *et al.*, 1989)、同じ基質の上においても (Christy and Mack, 1984)、大きな時間的変化を見せることが知られている。気候の季節的变化 (山本・堤, 1980; Houle, 1998) や年変化 (山本・堤, 1985; Houle, 1994) が、そのような現象の主要な起因であると考えられるだろう。この研究においては、ウダイカンバの死亡要因の構成は、立地間よりも発生年別のコホート間で大きく変化し、実生の死亡について、気象変化がより強い影響を及ぼしていたことが示唆された。実際に、ウダイカンバの実生の主要な死亡要因は乾燥や寒さの害であり、直接気候に影響を受けているものであった。

4.4.3. 実生が小型であることのリスク

本章の研究で観察された実生の主要な死亡要因のほとんどは非生物的な要因であり、乾燥、流亡、霜による凍上を伴う寒さの害、そして衰弱であった。これらの死亡の発生には、

ウダイカンバの小さな実生サイズが誘因になっているものと考えられた。一般的に軽い種子から発芽した実生は、小さな初期サイズを持ち、重い種子から発芽した大きなサイズの実生よりも脆弱であるといわれている (e.g. Streng et al, 1989; Mustart and Cowling, 1992; Leishman and Westoby, 1994)。また、小さな種子より発芽した実生は、通常、耐陰性が低いと予測されている (Grime and Jeffery, 1965; Hewitt, 1998)。そのような実生は発生直後から、小さい子葉の同化能力に頼らなくてはならないので (Seiwa and Kikuzawa, 1991; 清和, 1994)、種子に貯蔵された限られた養分が消費された後は、被陰された実生はほとんど成長することができない (Augspurger, 1984)。結果的に、被陰は衰弱タイプの実生の死亡を増加させるであろう。また、小さな種子から発生した実生は、一般的に貧弱な根系を持つが (Baker, 1972; Leishman and Westoby, 1994)、貧弱な根系では、乾燥や、霜による凍上に対する耐性が低くなりやすいであろう。ウダイカンバ実生の死亡のこのようなサイズ依存性は、当年生から1年生にかけての急激な死亡率の低下や、異なった年齢間での死亡要因構成の大幅な変化にも貢献しているものと考えられる。

上記のような過程を通して、ウダイカンバの実生は、林冠下など初期成長が抑制された場所において高い死亡率をこうむっているものと推測された。この実生の高い死亡率は、小さな種子や、それに由来する小さな実生の初期サイズによる生得的な制約である。このことは、ウダイカンバに好適な更新立地の条件を、生態学的にも、生理学的にも狭めているのではないだろうか。一方で、種子サイズが小さなことは、種子の高い散布能力や、母樹の多産性の実現に貢献しているとも考えられ (e.g. Venable and Brown, 1988; Green and Johnson, 1993; Nakashizuka *et al.*, 1995)、ウダイカンバが、広い攪乱地に進入したり、森林群集の中では通常不意に出現する好適な更新サイトを、少数の親個体からの散布種子でとらえて更新することなどに役立っているであろう。このように、先駆的なウダイカンバの更新は、散布効率と好適なサイトの制限の間に作用する相反関係の中で起きているといえよう。

5. 伐採と造林作業に伴うカンバ類の発生サイトの変化

5.1. 本章の目的

北上山地では、ウダイカンバがカラマツ造林地にしばしば進入し（竹内、1966；大住ほか、1985；一、1986a；藤原・菊地、1987）、一部ではカラマツとウダイカンバの混交林管理が行なわれている。一般に皆伐を伴う森林の更新施業は、林冠層を大きく攪乱し林床の光環境を改善するので、多様な樹木種にとっても更新の好機となっているであろう。このことに関して長谷川（1997）は、植栽などの人工林施業に伴う作業が、埋土種子の地表への暴露や発芽好適立地を提供することで、ウダイカンバに更新の機会を供与している可能性を指摘している。本章では、ウダイカンバやそれに類似した更新様式を持つカンバ類が、どのような契機で更新し人工林に進入していくのか、という過程の理解を試みる。このことは、ウダイカンバを森林管理に組み込んでいくためにも、必要な作業である。

前章までの研究で、ウダイカンバの更新には、林冠の疎開による光条件の改善と共に、地表の攪乱により鉍質土壌が露出している必要があることを確認した（Osumi and Sakurai, 1997; 一, in printing）。このような更新立地の制約は、カバノキ属の他の種類や（e.g. Linteau, 1948; Jarvis, 1957; Godman et al., 1960; Marquis et al., 1964; 村井, 1970; Kinnaird, 1974）、小型種子を持つ先駆種の多くに共通したものである（e.g. Hutnik, 1952）。一般的に、ウダイカンバのような小型種子の発芽と、小型種子から発芽した小型実生の生残は、大きくサイトの影響をうけると考えられる。地表に堆積したリターは、しばしば、実生が根系を地中に貫入することの障害となる（Sydes and Grime, 1981; Hamrick and Lee, 1987; Facelli and Pickett, 1991）。特に小さな種子から発生した実生は、貧弱な根系を持つため（Baker, 1972; Leishman and Westoby, 1994）、その実生の発芽と定着はA₀層の被覆に大きく阻害される（e.g. Linteau, 1948; Hutnik, 1952; Godman et al., 1960; Kinnaird, 1974; 陶山・中村, 1988）。また、軽い種子から発芽した実生は小さな初期サイズを持ち、様々な環境ストレスに弱い（e.g. Streng et al, 1989; Leishman and Westoby, 1994）。それらは通常、耐陰性が低く（Grime and Jeffery, 1965; Grubb et al., 1996; Hewitt, 1998）、種子に貯蔵される限られた養分が消費された後、被陰された実生はほとんど成長することができないので（Augspurger, 1984）、結果的に実生の死亡が促進されるだろう。したがって、これらの小型種子を持つ先駆種の更新においては、更新サイトの不均一性が重要な影響を及ぼす要因となりうるのである（Osunkoya et al., 1993）。

それでは、十分な陽光と攪乱された地表という、ウダイカンバなどの先駆的更新様式を持つ樹種にとっての好適更新立地は、人工林施業の中で、いつ、どのぐらいの期間、どのぐらいの確率で提供されているのだろうか？ 本研究では、通常的人工林施業における伐採、造林作業が行なわれる中での林床の微環境を、ウダイカンバの更新サイトとしての視点より評価し、その経年変化を調査した。

5.2. 調査地および調査方法

5.2.1. 調査地

調査は、岩手県川井村にある旧川井営林署門馬国有林で行った。調査地は閉伊川水系御山沢の支流域にあり、標高は約700mである（図-5.1.）。調査地一帯は褐色森林土に覆われていて、基岩は泥岩である。最も近接する測候地点である門馬（調査地より5km、標高680m）での記録によれば、（盛岡地方气象台, 1983-1992）、年平均気温は6.6° C、最暖月は8月で20.2° Cであり、最寒月は2月で-5.7° Cであった。また年降水量は1290mmで、冬期の積雪深は概ね1mである。

調査地とした一帯は、1983年から伐採が始まる以前は、60年生のミズナラが優占する二次林に覆われていた。伐採は1983年以降、概ね一年に1伐区づつ行われ、調査を行った1990年においても進行中であった。一伐区の面積は、ほぼ5ha前後である。伐採地は地ごしらえ作業が行われた後、伐採の翌々年に、カラマツの苗が1haあたり2500本新植されている。その結果、現在の一帯の景観は、残存した二次林とその皆伐跡地、そして林齢の異なったカラマツ新植地で構成されている。調査はこの内、未伐採地、伐採跡地、および2年～5年生までの人工林の、各一林分で行った（表-5.1.）。調査時に測定した（ミノルタT-1M）地際の相対照度は、未伐採林分内では4.1%であったのに対し、伐採直後の林分では70.5%、伐採後2年目の林分では9.9%であった。

5.2.2. 伐採から造林までの過程で林地に加えられた作業

前生木の伐採にはチェーンソーが使用され、集材はクローラタイプのブルドーザーにより行われた。調査地域で行われた伐採作業工程の詳細は不明である。しかし、調査地の傾斜は中庸であり、前生樹は広葉樹二次林であったことから、ほぼ当時の国有林における標準的な作業仕様（辻, 1965）から大きくかけ離れるものではなかったと考えられる。それによれば、格別の立地条件を備えていないこの調査地においては、ほぼ以下のような作業が踏襲されたものと考えられる。伐採に伴い伐採作業を安全にするため、伐採木周辺の低木は刈り払う。そして伐倒木は、その場で枝条を切り落とした上で、主幹のみ牽引して集材する。

造林作業の経過は、川井営林署に記録が残されている。伐採の翌年に地拵えと植付けが行われた。地拵えは、植付けに先立って残置された枝条を一定の間隔で列状に集積するとともに、林床に残存した雑草木を植付けの支障が無いように除去する作業である。作業は鋸、鉋を使用して人力で行われた。地拵えの後、カラマツ苗木を平均で1haあたり2500本植え付けた。植付け作業は、鍬を使用して人力で穴を掘り行なった。下刈りは植栽後、毎年夏季に一回、造林地全面を刈り払った。この地方の国有林のカラマツ造林地の標準仕様どおり、調査地においても下刈りは、植栽した年を含めて4年間実施された。刈り払いで

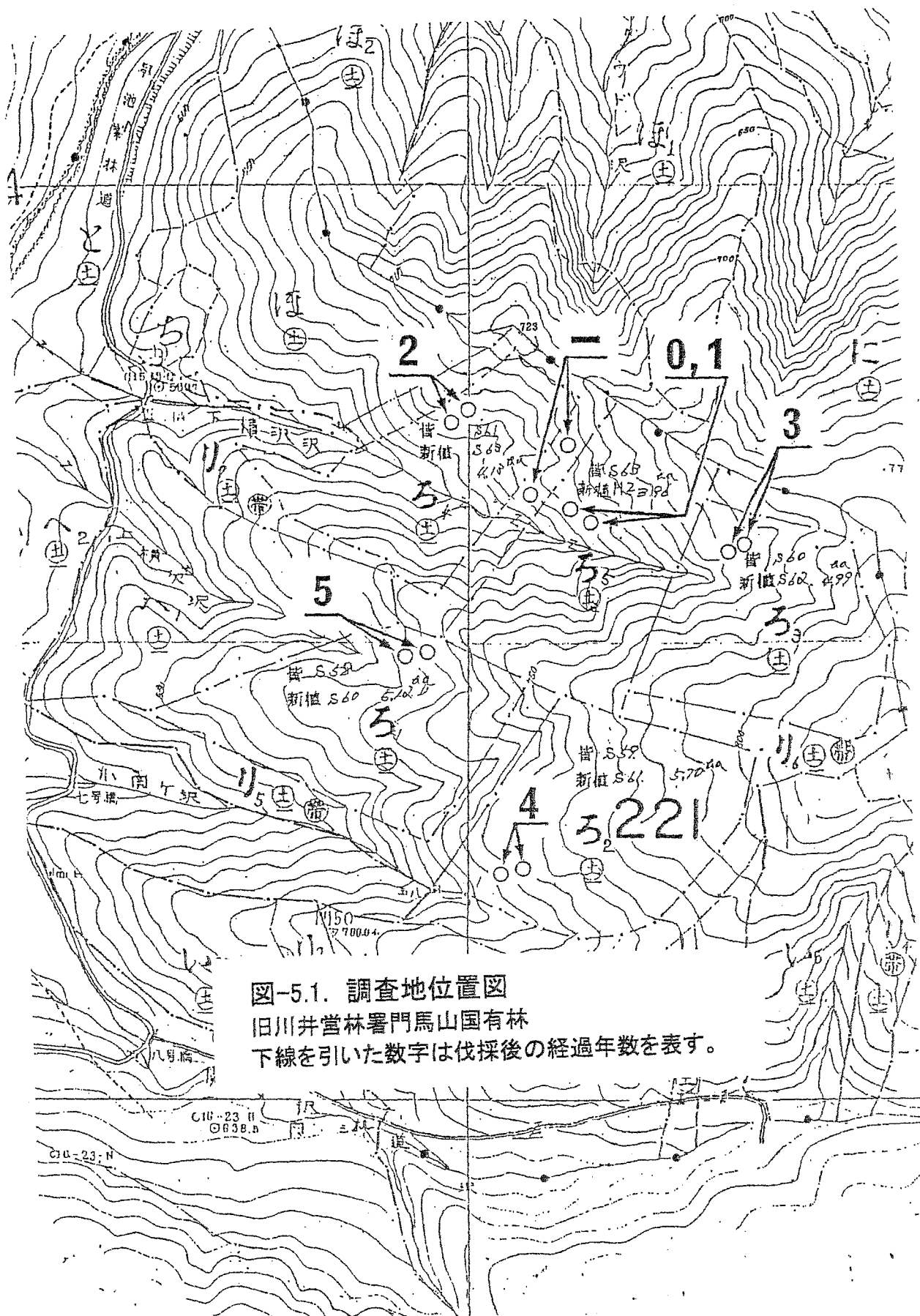


表-5.1. 調査地の概況

| 林小班 | 221り7 | 221ろ5 | 221ろ5 | 221ろ4 | 221ろ3 | 221ろ2 | 221ろ1 |
|----------|----------|------------|------------|----------|---------|---------|---------|
| 伐採後の経過年数 | 伐採前 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| 標高(m) | 670～700 | 690 | 690 | 670～680 | 740～750 | 730 | 690～700 |
| 斜面方位 | SSW | SSW | SSW | S | S | SW | WSW |
| 傾斜 | 18° | 20° | 20° | 18° | 12° | 12° | 18° |
| 土壌型 | BD | BD | BD | BD | BD | BD | BD(d) |
| 地際の相対照度 | 4.1±2.3% | 70.5±23.6% | 28.6±10.1% | 9.9±3.7% | — | — | — |
| 主な林床植生 | クマイザサ | ミヤマカンスゲ | クマイザサ | ミヤマカンスゲ | クマイチゴ | クマイザサ | クマイチゴ |
| (優占度順) | アカショウマ | クマイザサ | ヤマブキ | クマイチゴ | クマイザサ | ミヤマカンスゲ | アカマツ |
| | クロモジ | タチツボスミレ | ミヤマカンスゲ | クマイザサ | カラマツ | カラマツ | ミヤマカンスゲ |
| | マルバマンサク | カラマツ | タラノキ | スギ | ミヤマカンスゲ | クマイチゴ | クマイザサ |
| | ミヤマカンスゲ | ヤマブキ | タチツボスミレ | シナノキ | タチツボスミレ | タラノキ | カラマツ |

は、概ね地上10cmより高い植生を、鎌を使用して人力で除去し、刈り払った植生は林床に残置した。これらの一連の造林作業のために投入された労働力は、それぞれ1haあたりで地拵えが20～30人、植付けが10人、下刈りが毎年5～10人程度と推定される。したがって伐採を除いても、この期間に1haあたり延べ50人以上の作業が、林地に加えられることになる。

5.2.3. 調査方法

1989年7月に、互いに近接した各林分において、斜面方向、傾斜、標高が類似した立地を選んで調査を行った。調査した各林分に長さ20mのラインを、集材路を避けて等高線方向に2本設定し、各ライン上に、2mおきに10個の観測点を置いた。伐採翌年ので当年生にあたる人工林を同一地域で得られなかったので、1989年の初回の調査時に伐採直後であった“ろ₅”小班で、植栽の終了した1990年に同様の方法で調査を行い、伐採翌年の当年生林分の資料とした。

調査地点の傾斜はいずれも中庸で、12° から20° の間にある。各観測点において、発芽床としての地表の攪乱状態を記録するために、地上部の植生を丁寧に除去した上で、10cm四方 (100cm²) の地表を接写した。次に、現像した写真から鉍質土壌が露出している部分を透明フィルムに写し取り、スキャナーによりパーソナルコンピュータに読み込んで、A₀層が欠損し鉍質土壌が露出している割合を測定した。鉍質土壌露出区域を区分した後の試料の一部を図-5.2.に示す。また写真撮影枠を中心とする1m四方について、植栽木を含む林床植生について、植被率と平均植生高を測定した。さらに写真撮影枠周辺を中心として50cm四方内に発生しているカバノキ属樹種の当年生実生を数えた。出現したカバノキ属の実生は、主としてミズメ、シラカンバそしてウダイカンバであった。

次に、各ラインにつき、両端および中間の3地点において50cm四方 (0.25m²) の枠を設定し、地上部植生の現存量の測定を行った。調査枠内の植生をすべて地際から刈り取った後に、研究室に持ち帰り、80℃に設定した乾燥機に収納して3日間乾燥させたのち、乾燥重量を測定した。また、同じ50cm四方 (0.25m²) の枠よりA₀層を剥離して持ち帰り、灼熱減量を測定して、各地点のA₀層が含有する有機物量を推定した。

なお、伐採翌年の当年生にあたる人工林についての試料は、地表写真と同様に、“ろ₅”小班で植栽の終了した1990年に同様の方法で調査を行ったものを使用した。

5.3. 結果

5.3.1. A₀層の変化

まだ伐採されていない残存林分である 221 林班り₇ 小班の林床は、ほぼ全面落葉落枝に覆われていて、林床のA₀層が欠損し鉍質土壌が露出する面積率は約4%であった (図-5.3.)。一方、伐採後の林地の林床では、A₀層をほとんど欠損する観測点がしばしば出現し、その

伐採後の経過年数

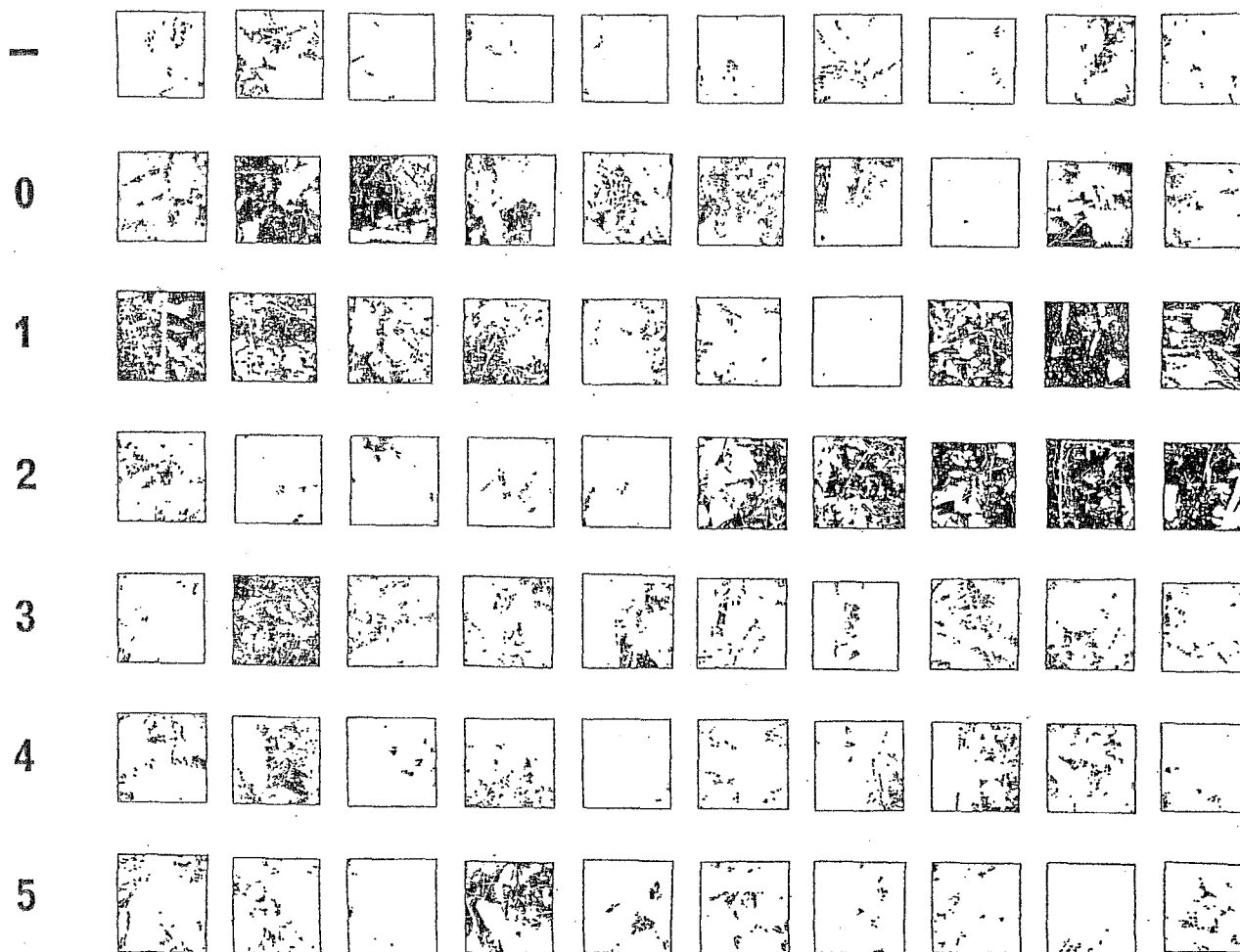


図-5.2. 伐採、造林作業に伴う A_0 層の被覆状態の変化
各調査枠は一辺 10cm の正方形。黒く塗られた部分で A_0 層が欠損している。

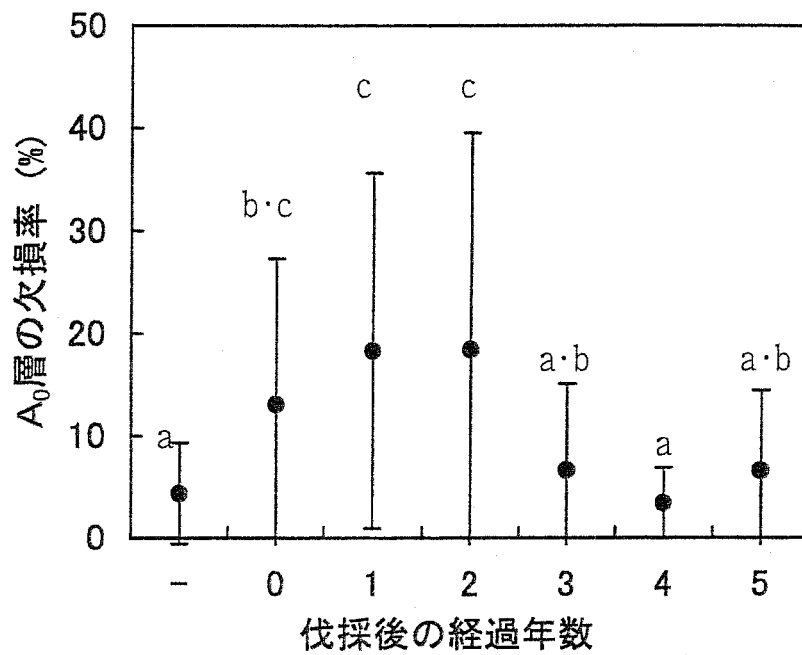


図-5.3. 伐採-植林過程の林地のA₀層欠損面積率
 $m \pm 1S.D.$ 同じ記号は有意な差が無いこと($p > 0.05$, t -test)を示す。

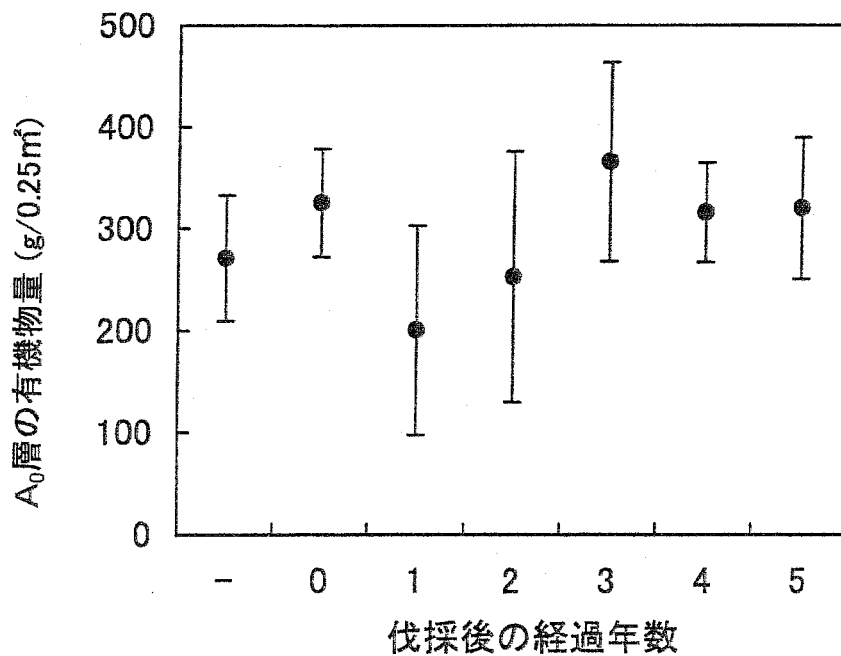


図-5.4. 伐採-植林過程の林地におけるA₀層の有機物量
 $m \pm 1S.D.$

割合は、伐採直後の林分では約 13%、地拵え、植え付け作業が行われた後の伐採後 1 年目および 2 年目の林分では約 18%と、伐採前の林分の林床よりも高い値を示した ($p<0.01$, t -検定)。しかし、伐採後 3 年目以降の林地の A_0 層の欠損率は約 3~7%であり、再び低い値となっていた ($p<0.001$, t -検定)。

灼熱減量より推定した A_0 層に含まれる有機物量は、伐採前および伐採直後の林分の林床では 0.25 m^2 あたり約 270~330g だったが、伐採後 1 年目および 2 年目では 200~250g とやや少なかった (図-5.4.)。またこの二年間では、観測点間の変動も大きかった。伐採後 3 年以上経過した林地の A_0 層に含まれる有機物量は概して多量であり、320~370g に達していた。

5.3.2. 植生の変化

伐採前の林分から伐採後まで、すべての調査地で共通して優占していた植生は、クマイザサとミヤマカンスゲであり、中でもクマイザサは常に高い植被率を占めていた。また、伐採後の林分では、クマイチゴの優占度が高くなっていた (表-5.1.)。

林床植生の植被率は、伐採直後の林分では他の林分よりも大きく低下して ($p<0.001$, t -検定)、林床がほぼ全面的に植生を欠いていたことを示している。しかし、伐採後 1 年以上経過した林分の林床は、伐採前の林床よりも高い植被率を示し ($p<0.01$, t -検定)、面積の過半は既に植生に覆われていた (図-5.5.)。植生高も同様の傾向を示し、伐採直後の林分で最も低く、10cm 程度であったが (図-5.6.)、伐採後 1~4 年経過した下刈り期間中の林分の林床では、30~40cm と高くなっていた ($p<0.001$, t -検定)。さらに、伐採後 5 年間経過し、下刈りが終了した林分における林床植生の植生高は、下刈り実施期間中よりさらに高くなっていた ($p<0.001$, t -検定)。

林床植生の地上部現存量は、伐採から経過した時間の長い林分ほど大きな値を示した ($p<0.001$, Kendall 検定)。伐採前の林分の林床植生の地上部現存量は、 $30\text{g}/0.25 \text{ m}^2$ 弱であったが、伐採後 4 年目には、約 4 倍の $130\text{g}/0.25 \text{ m}^2$ 前後に達していた (図-5.7.)。

5.3.3. カバノキ属実生の発生量

調査地において、1989 年の初回の調査時に発生していた当年生実生の数を、図-5.8.に示した。伐採翌年の資料として調査した 221 林班ろゝ小班の 1990 年のデータは、調査年が他の林分と異なり、林地への種子供給量や気候の年変動の影響が考えられるため除外した。カバノキ属の当年生実生の同定は困難であるが、子葉の形態よりミズメとウダイカンバが多く、シラカンバも少数混じっていると考えられた。

観察された全てのカバノキ属樹種の当年生実生の合計は、伐採前の林分内では少なく $0.3 \text{ 本}/0.25 \text{ m}^2$ であったが、伐採直後の林分では $1.1 \text{ 本}/0.25 \text{ m}^2$ と有意に高くなっていた ($p<0.05$, t -検定)。しかし、伐採後 2 年以上たった林分での実生発生数は、伐採前の林分と同様に少なかった ($p<0.001$, t -検定)。

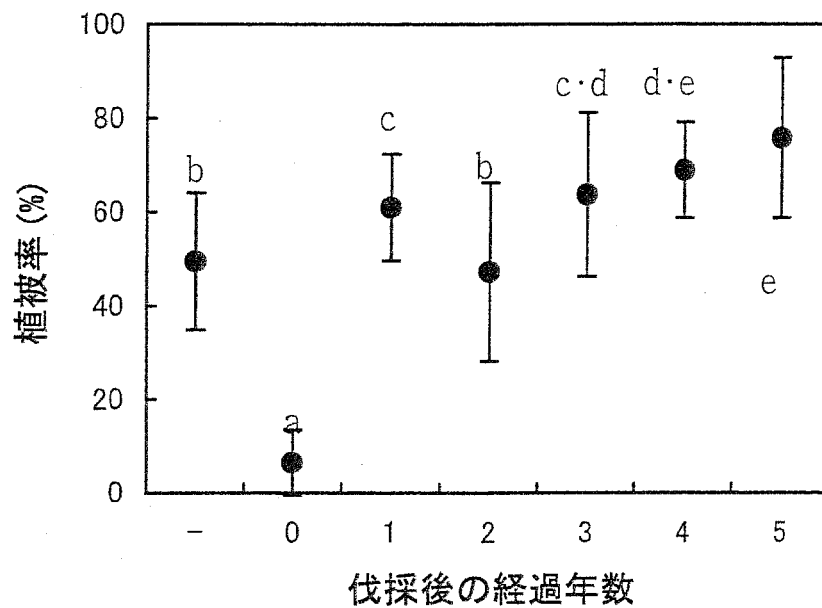


図-5.5. 伐採-植林過程の林地の植被率
 $m \pm 1S.D.$ 同じ記号は有意な差が無いこと($p > 0.05$, t-検定)を示す。

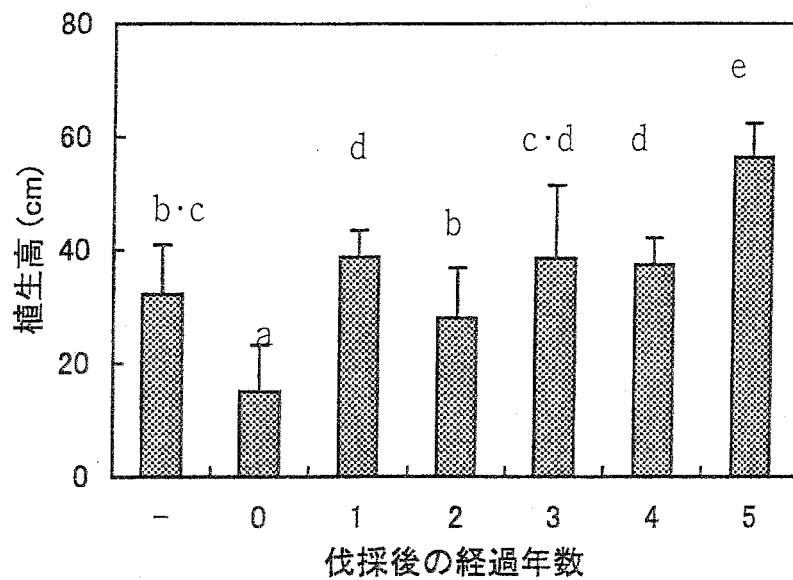


図-5.6. 伐採-植林過程の林地の植生高
 $m \pm 1S.D.$ 同じ記号は有意な差が無いこと($p > 0.05$, t-test)を示す。

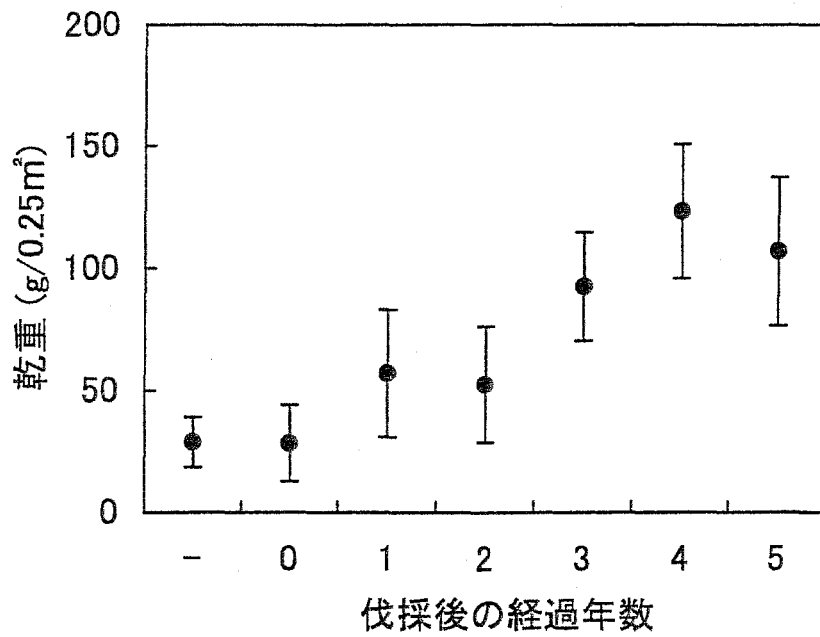


図-5.7. 伐採-植林過程の林地における植生の地上部乾重
 $m \pm 1S.D.$

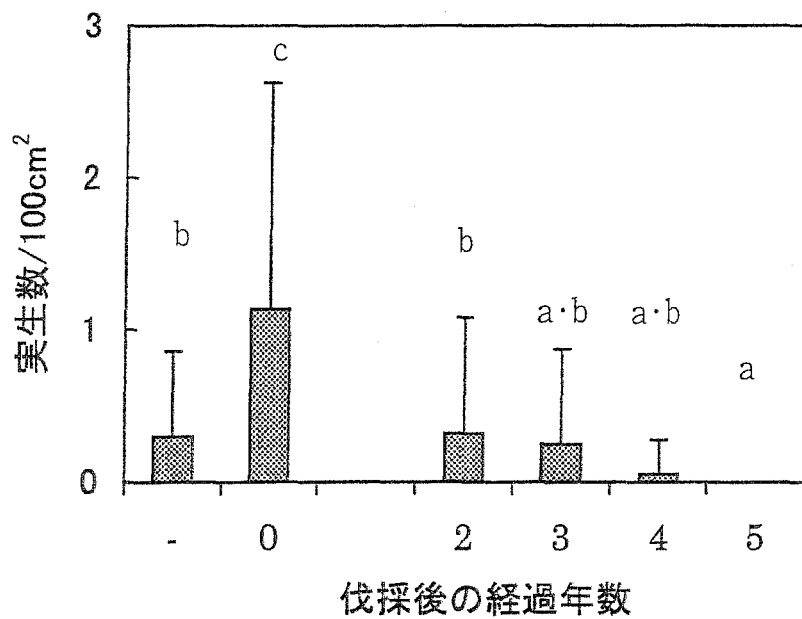


図-5.8. 伐採-植林過程の林地におけるカバノキ属の実生発生数
 $m \pm 1S.D.$ 同じ記号は有意な差が無いこと ($p > 0.05$, t-test) を示す。

5.4. 考察

5.4.1. 林床状態の経年変化

本調査は、伐採後の経過年数の異なった林分での事例調査の結果を並列したものであり、同じ林分を追跡調査したものではない。しかし、互いに近接し、立地が類似した個所を選択して調査を行っているので、同一林分の経時的変化を擬似的に再現しているであろうという仮定の上に考察を進める。

伐採後の林分では、伐採前の林冠下ではほとんど見られなかった A_0 層が欠損し、鉍質土壌が露出した林床の割合が大きく増加し、また A_0 層の中の有機物量も、場所による偏りが大きくなっていった。この理由としては、伐採と造林に伴い行われた一連の作業、例えばトラクターの走行を含む集材、人力による地拵え、植付け、下刈りにより、林床が大きく攪乱されたことが考えられる。また、 A_0 層の変化が伐採直後よりも、1 年あるいは 2 年後に大きく現れていることは、伐採のみでなく、地拵え、植付けといった作業が、地表の攪乱に強く影響していることを示唆している。これらの過程では、平均的な作業仕様で延べ 30 人/ha 以上の集約的な労働が投入され、歩行に加えて穴掘りを含む作業が行われるので、地表への影響力は大きいであろう。このような A_0 層の被覆状態の変化のもう一つの原因として、エロージョンによる攪乱が考えられるだろう。しかし、調査は比較的緩傾斜地において行われ、表流水による侵食は顕著には観察されなかったことから、影響は小さかったものと推測される。伐採後 3 年以上経過し、地拵え植付けからも 2 年以上経過した林分では、 A_0 層が欠損し鉍質土壌が露出した林床の割合は減少し、僅かに見られるだけになっていた。したがって、伐採から造林という過程に伴う地表攪乱の影響は、長続きしないものと考えられる。新たにリターが供給されることで、 A_0 層による被覆が急速に回復したのである。

伐採後の林地へのリターの供給には、林床植生が大きな役割を果たしているであろう。林床植生は、その被度、植生高ともに、伐採直後の林分で大きく減少するものの、伐採後 1 年以上経過した林分では伐採前の値を上回るようになり、回復が早いことが推測された。これは上木の伐採により光環境が改善し、林床植生の生産が高まったことによると考えられる（谷本，1982）。林床植生の地上部現存量は、伐採前の林分から伐採後経過年数が減るにしたがってほぼ直線的に増加していて、伐採直後の低下が見られない。これは、伐採前の林分の林床植生は林冠木の被陰により、植被率、植生高はある程度大きな値を示していても密度は疎であったこと、逆に伐採と植付け後の林床植生は、下刈りにより植生高が一定に制限されていたも、萌芽や分枝などを盛んに行い、より密な構造を形成していたことによると考えられる。このように、急速に回復した林床植生がリターを供給することで、 A_0 層による被覆が急速に回復してきたのであろう。

5.4.2. 更新作業とカバノキ属に代表される小型種子の好適発芽サイトの発生

ウダイカンバを含めて種子が小型であるカバノキ属の種は、実生の発生には地表の攪乱を必要とし (e.g. 村井, 1970; 石塚ほか, 1982; Houle, 1992; Densmore and Page, 1992, Osumi and Sakurai, 1997)、また発生した実生の生残には十分な陽光が必要である (e.g. Woods, 1984; Harvey and Bergeron, 1989; Osumi and Sakurai, in printing)。このような立地環境は、人為の排除された条件では、山火や (Foster, 1983; Foster and King, 1986) 大規模な風害、河川の氾濫により供給されるだろう。また人為の影響の強い地域においては、開墾や失火に加えて、本研究で扱ってきたような森林施業も、カバノキ属の樹種にとって好適な更新サイトを提供しているものと考えられた。既に長谷川 (1997; 1998) が報告しているように、伐採から地拵え、植付け、下刈りにいたる一連の作業は、カンバ類の更新を補助する作業としても機能しているのであろう。北日本の造林地でウダイカンバやシラカンバが侵入し、混交する例がしばしば観察されるのは (e.g. 竹内, 1966; 阪上, 1984; 大住ほか, 1986; 長谷川, 1998)、このような更新作業の副産物である可能性がある。

しかしこのような伐採から造林への一連の作業にともない発生した好適更新立地は、永続的なものではない。更新促進処理効果は、しばしば長続きしない (Roberge, 1977)。本研究で調査した事例でも、伐採後 3 年以上経過した林分では、急激な A_0 層の被覆の回復による実生発生のための好適立地の減少や、林床植生の回復による発生した実生にとっての光環境の悪化が認められた。

森林施業において、高標高地に造成された針葉樹人工林の針広混交林化や樹種転換のために、しばしばウダイカンバなどカンバ類の天然更新が期待されることがある。その場合、まず、既に存在している針葉樹人工林へのウダイカンバの混交は、人工林の造成作業がカンバの更新補助作業として機能してきた結果である可能性が高いことと、そのような更新補助作業に伴う更新立地の改善効果は、短期間で消失することに十分留意すべきであろう。カンバ類の更新を期待する場合は、地表処理は必須であると考えべきである。そして更新成績の見極めは更新作業後短期間のうちに行い、良い結果を得られなかった場合は、速やかに新たな更新補助作業を計画するべきであろう。

6. 人工林の下刈り作業が進入した広葉樹の消長に与える影響

6.1. 本章の目的

造林地には様々な広葉樹が進入し (e.g. 横井・山口, 1998)、その土地に適合した種が、すみやかな成長により造林木に取って代わることがある (草下, 1968)。北日本の冷温帯ではスギ造林地 (阪上, 1984; 長谷川, 1998) やカラマツ造林地 (上田ほか, 1984; 大住ほか, 1985; 一, 1986a; 藤原・菊地, 1987; 田村ほか, 1988; 山崎, 1990)、トドマツ造林地 (千葉, 1979; 阿部, 1990)、ヒノキ造林地 (原ほか, 1995) など、さまざまな造林地にウダイカンバが進入し混交していく例が報告されている。従来、これらの人工造林地においては、目的とする樹種ではないウダイカンバは、基本的に下刈りの対象とされてきた。第5章で述べたように、ウダイカンバの実生の発生は、伐採から植え付け直後の短期間に限られている。したがって上記の報告に見られるように、下刈り終了後に多数のウダイカンバが混交していくためには、ウダイカンバが下刈り期間を耐えて生残していることが必要である。

下刈りは、造林地に収穫を目的とする樹木が植えられた年から、植栽木の樹冠により大部分の林地が覆われるまでに行われる刈り払いで (谷本, 1979)、更新直後の林地において、目的樹種の生残や成長に不利に働く他の植生との間の種間競争や個体間競争を除去し、あるいは緩和することを目的としている。特に更新初期は、目的樹種の樹高が低いので、草本やササ類との競争を緩和することが主目的となる (谷本, 1982)。そもそも刈り取りは、刈り取られる個体にとって成長や生残を抑圧する力として働くものの、その影響は、刈り取りの周期や (紙谷, 1987; 一, 1993)、刈り取り位置 (丹下ほか, 1993; 長谷川, 1998)、刈り取られる種の萌芽能力の違い (紙谷, 1987; 長谷川, 1998) により異なる。下刈り作業で刈り払われることは、必ずしも進入した広葉樹の定着に影響を与えない、あるいは促進するという見解もある (e.g. 中野・村井, 1970; 今田, 1972; 前田ら, 1985)。下刈りが進入した広葉樹各種の定着を促進するのか、阻害するのかに答えを出すためには、まず、刈り取り圧下での進入した稚樹の動態を、実証的に明らかにすることが必要である。

本研究では、カラマツ造林地に進入したウダイカンバなどの広葉樹稚樹の、下刈り実施期間からその終了後にかけての動態を明らかにすることを目的とする。また、下刈りに対する広葉樹各種の稚樹の応答において、稚樹のサイズや種の違いが、どのような影響を及ぼしているのかを検討する。

6.2. 調査地及び調査方法

6.2.1. 調査地

試験地は、第3章で報告した種子散布と実生発生の試験地に隣接し、立地、気象条件は

すべて同一である。ウダイカンバ・ホオノキ・ミズナラなどが優占する約 130 年生の二次林が 1981 年に皆伐され、その跡に、1982 年にカラマツの苗が ha あたり 2500 本新植されている。植栽時のカラマツ苗木は樹高 30cm 程度であった。

6.2.2. 試験方法

下刈り期間における進入した広葉樹稚樹の動態を観察するため、1984 年の 6 月に、林齢 3 年生時の人工林の中に一辺が 25.6m の正方形の区画を設け、その中に一辺が 1.6m の正方形の調査枠(2.56m²)を 24 個配置した (図-6.1.)。下刈りは、この地方の国有林のカラマツ人工林の保育作業の標準的な仕様に従って、植え付けから林齢 4 年生まで毎年一回、計 4 回実施されている。したがって調査開始後に実施されたのは 2 回であった。下刈り時期は例年 7 月下旬から 8 月にかけてであった。下刈り方法は鎌を使用した手刈りで、下刈り高は 20~30cm 前後であった。

試験地設定後、その年の下刈り実施直前である 1984 年 7 月に、植林されたカラマツを含む各調査枠内のすべての高木性樹種の個体について番号を附し、種名、その年の成長開始点の高さ、およびその時点の樹高を記録した。さらに成長期間終了後にあたる同年 10 月と、翌 1985 年の 7 月および 10 月にも、生死の確認を行うと共に樹高を記録した。また幹や枝の形態から、下刈りにより刈り取られたことが推定される個体については、刈り取られた位置の高さを記録した。下刈り終了後の 1986 年から 1991 年については、毎年 7 月に生死の確認と樹高の測定を行った。また、1984 から 1990 年にかけての毎年、各調査枠において、植栽されたカラマツ以外の植生について平均的な高さや植生率を記録した。

6.2.3. 解析方法

進入した広葉樹のうち、どのような個体が生残したかを検討するために、更新初期のサイズおよび周囲の植生に対する相対高、下刈り終了後のサイズ、下刈りにより刈り取られた強度、周囲の植生量を、調査最終年である 1991 年 10 月に生残していた個体と、それまでに死亡した個体の間で比較した。また、どのような個体が成長したかを検討するために、上記の各要因と 1991 年 10 月の各個体の樹高との相関を解析した。

更新初期のサイズとしては、最初に調査を行なった 1984 年 7 月の稚樹高を使用した。その年の成長開始点の高さではなく 7 月の稚樹高としたのは、サイズの大きな個体は、前年の 2 年生時にすでに刈り取りを受けている可能性があるため、成長開始点の高さよりも、ある程度成長が進展した 7 月時点での稚樹高の方が、よりそれぞれの個体の潜在的なサイズを代表していると考えたためである。この時点で、樹齢はほぼ 3 年生であるものと推定される。個体の高さと、その調査枠の平均植生高の比である相対高 (RH) は、その個体が他の植生に被圧されている程度を表す指標として使用した。

$$RH = HJt / HVt$$

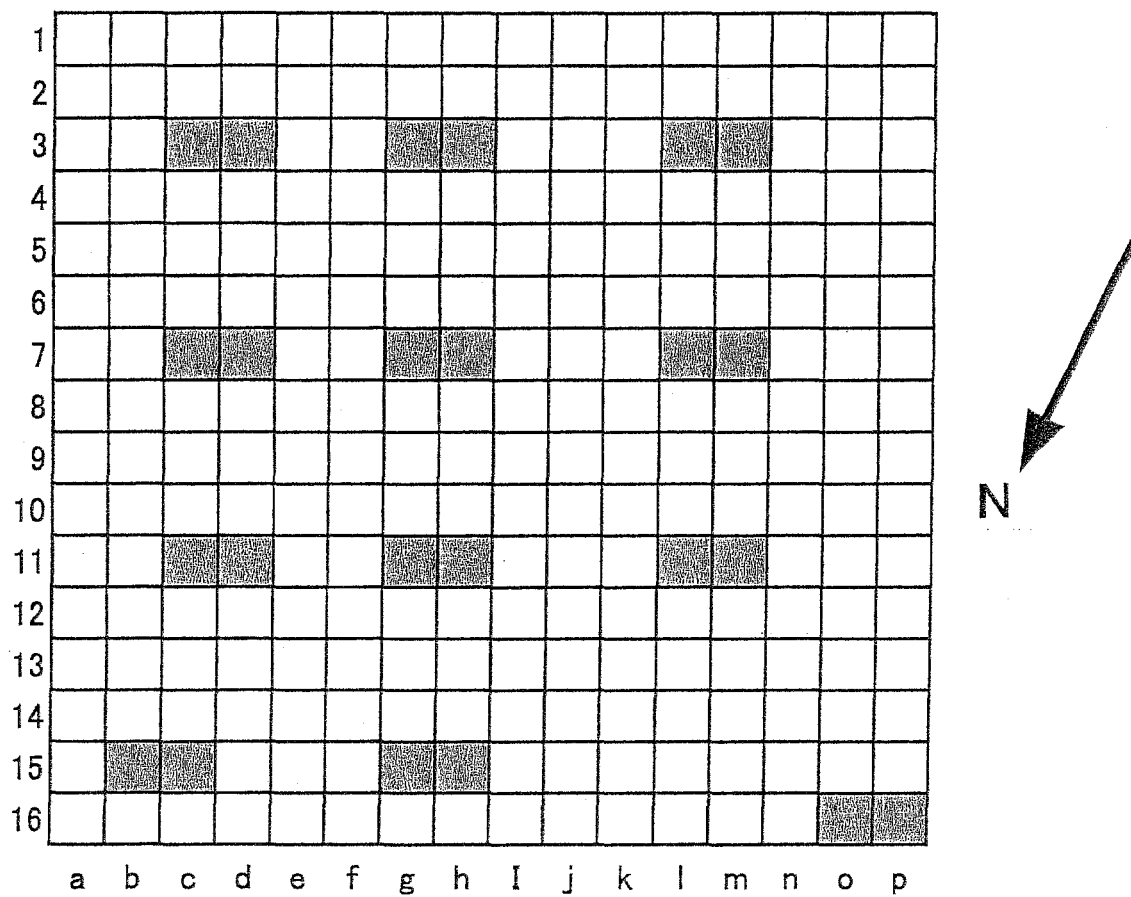


図-6.1. 調査枠の配置

灰色の部分が調査枠。一枠は1.56m × 1.56m

ここで、 HJ_t は t 時点における稚樹の樹高、 HV_t は t 時点におけるその場の平均植生高。

下刈りにより刈り取られた強度は、刈り取り前の7月に測定した高さと刈り取り高との差の、刈り取り前の7月の高さにする比を、下刈りの実態を観測した2年間分を和した値(CW)で表した。

$$CW = \sum \{(HJ_{bx} - HJ_{wx}) / HJ_{bx}\}$$

ここで、 HJ_{bx} は x 年における稚樹の下刈り直前の樹高であり、 HJ_{wx} は x 年における下刈りで刈り取られた高さである。

その場の植生の繁茂量は、調査した中では刈り払い後の経過時間が最も長い1990年10月の平均植生高で代表した。林床植生の植被率は、この時点においてほとんどの地点では80%以上に達し、調査枠間の差が小さかったため、解析には使用しなかった。

6.3. 結果

6.3.1. 調査期間中の植生の変化と稚樹の動態

調査開始時より最終調査時まで、ほとんどの調査枠でクマイザサが植被率の過半を占めていた。1984年7月における各調査区のすべての植生による植被率は、平均で $77.0 \pm 10.5\%$ であった。最終調査時の1991年7月には、全調査枠でクマイザサを中心にした繁茂が顕著となり、1ヶ所を除くほぼ全ての長さ枠で総植被率は80%を越え、平均では $90.0 \pm 10.4\%$ に達していた。各プロットにおけるカラマツを除いた植生高は、1984および1985年の最初の2年間は下刈りにより40cm前後に抑制されていた(図-6.2.)。植生高は下刈り終了後急速に上昇し、最終調査時には、平均で $91.3 \pm 20.9\text{cm}$ となっていた。これらの結果、調査期間中に、植生量は大きく増加していた。

調査開始時の1984年6月に全調査枠30.72 m²内で記録された高木性樹種の稚樹は、植栽されたカラマツが13本、進入した広葉樹が217本である。進入した広葉樹の中ではウダイカンバが最も多く119本で、他は、ブナが42本、ホオノキが16本、コシアブラ11本、ハリギリ8本などであった。調査開始後1984年および1985年には新たに加入した稚樹が見られるが、その数は15本と少数である。またそれらのいくつかは、初年の調査の見落としである可能性がある。調査した二年間の下刈り期間中に、他の植生と同様に刈り払いを受けた広葉樹稚樹の割合は、ウダイカンバで69%、ブナで57%、ホオノキで63%、コシアブラでは45%におよんでいたが、稚樹高が低いハリギリは13%にとどまっていた。

調査開始時にすでに存在していた進入広葉樹個体のうち、最終調査時の1991年までに37.7%が死亡した(図-6.3.)。進入した広葉樹の内、1991年までの期間の死亡率が高い種は、ウダイカンバ(47.9%)、ホオノキ(43.8%)、ハリギリ(50.0%)であり、逆に低い種はブナ(7.1%)やコシアブラ(18.2%)で、両グループの間には有意な差が認められた

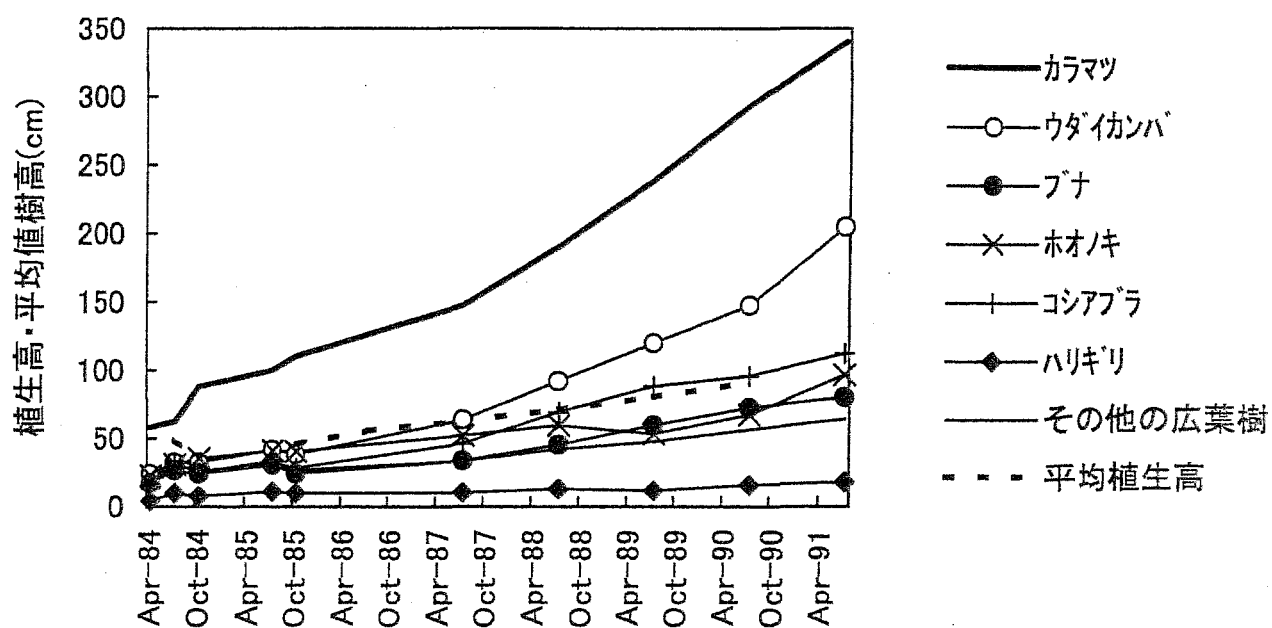


図-6.2. 植生高および樹種別の平均稚樹高の経年変化

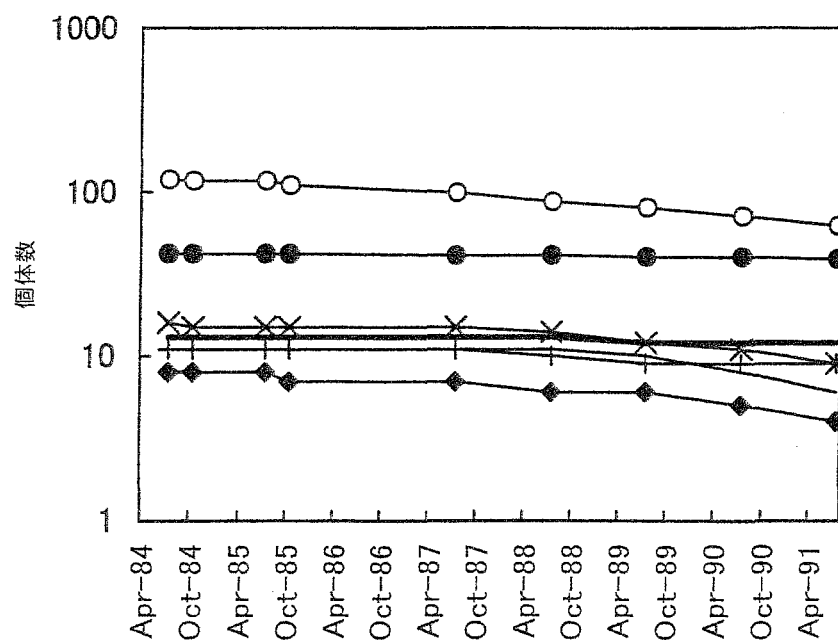


図-6.3. 樹種別の個体数の経年変化
凡例は図-6.2.に同じ

($p < 0.001$, χ^2 検定)。ウダイカンバの年死亡率は、下刈り期間中は 1.6~8.0%であったが、下刈り終了後は 8.1~12.7%で、下刈り期間中より増加する傾向があった。ホオノキでも同様の傾向が見られた。死亡の発生に密度依存性があるかどうかを検討するために、試料数の多いウダイカンバについて、密度と調査期間中の積算死亡率を比較したが、有意な関係は認められなかった(図-6.4.)。1990 年と 1991 年に死亡した個体の半数以上で、霜害による刈れ下がりが強く認められた。またネズミによる株の食害や引き抜きにより 3 本が死亡した。しかしその他の死亡については、要因が特定できなかった。カラマツの死亡は 1 個体であるが、これは下刈り時に誤伐されたものである。

カラマツは調査期間中、常に他の植生よりも高い樹高を維持し、調査末期の 1990 年の平均樹高は約 3.5mで、これは平均植生高のほぼ 3 倍に達していた(図-6.2.)。進入した広葉樹は、下刈り期間中は刈り払いにより、クマイザサが優占する植生の高さと同等か、それ以下に留まっていたが、下刈り終了後は、クマイザサなどその他の植生と共に上長成長を開始した。その中でもウダイカンバは上長成長が大きく、他の植生を急速に上回るようになり、植栽されたカラマツと共に上層林冠を形成し始めていた。これに対し、ブナやホオノキ、コシアブラなどの他の広葉樹は、この時点においてはまだ、クマイザサを主とする下層植生を抜けきれず、多くは被圧されたままの状態であった。

6.3.2. 進入した広葉樹稚樹の消長に影響を与えた要因

進入した広葉樹の消長の説明要因として取り挙げた変数の平均値を、調査期間中に死亡した個体と、調査期間後まで生残した個体の間で比較した(表-6.1.)。ウダイカンバの稚樹では、更新初期(1984 年)と下刈り終了後(1987 年)の時点での稚樹高、および他の植生に対する相対高の各要因の平均値は、生存したグループで死亡したグループよりも常に大きく、両者の間に有意な差が検出された($p < 0.05$, t 検定)。下刈りにより刈り取られた強度は、生存したグループの方が大きいものの、有意な差ではなかった。死亡した個体が存在した個所の植生高はより高い値を示していたが、やはり有意な差は認められなかった。ブナやホオノキでも、生死二つのグループごとの各要因の平均値の大小には、ウダイカンバと同じ傾向が認められた。しかしブナでは、両グループの間の差は、すべて有意ではなかった。ホオノキの稚樹では、刈り取られた強度において、生死二つのグループ間で有意な差が認められた($p < 0.05$, t 検定)。

最終調査時 1991 年の稚樹高と、各要因の間の相関を表-6.2.に示した。ウダイカンバとブナの稚樹では、1984 年および 1987 年の時点での稚樹高および他の植生に対する相対高は、すべて最終調査時の稚樹高と有意な正の相関を示した($p < 0.05$)。しかしそれ以外の、下刈りによる刈り取り強度や植生高は、最終調査時の稚樹高との間に有意な相関が無かった。ホオノキは試料数が少ないために有意な関係が検出されにくいこともあり、稚樹高に関しては 1984 年のみが有意な正の相関($p < 0.01$)を示した。一方、1990 年の植生高との間には有意な負の相関が認められ($p < 0.05$)、植生の深いところで稚樹高が低くなってい

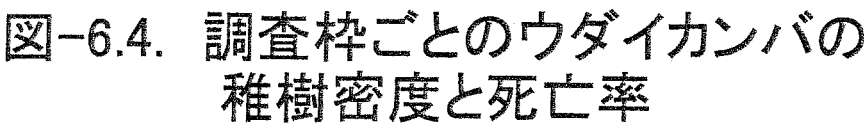


表-6.1. 調査期間終了時(1991年)の生存・死亡個体間のサイズ・刈り取り強度・周囲の植生高の差

| | ウダイカンパ | | | ブナ | | | ホオノキ | | | その他 | | |
|------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | 91年生存 | 死亡 | 平均値の差 | 91年生存 | 死亡 | 平均値の差 | 91年生存 | 死亡 | 平均値の差 | 91年生存 | 死亡 | 平均値の差 |
| | m±1S.D. | m±1S.D. | p(t-test) | m±1S.D. | m±1S.D. | p(t-test) | m±1S.D. | m±1S.D. | p(t-test) | m±1S.D. | m±1S.D. | p(t-test) |
| 84年の更新稚樹高(HJ ₈₄) | 36.5±16.6 | 27.8±17.9 | 0.007 | 26.7±13.4 | 21.0±6.1 | 0.24 | 36.2±6.8 | 26.3±12.1 | 0.085 | 31.2±20.5 | 17.4±14.4 | 0.041 |
| 84年の相対高(RH ₈₄) | 0.77±0.38 | 0.61±0.41 | 0.027 | 0.58±0.29 | 0.41±0.21 | 0.288 | 0.71±0.16 | 0.56±0.33 | 0.294 | 0.66±0.41 | 0.37±0.31 | 0.033 |
| 累積被刈り取り率(CW) | 0.51±0.35 | 0.37±0.42 | 0.066 | 0.33±0.36 | 0.30±0.26 | 0.861 | 0.29±0.25 | 0.06±0.11 | 0.027 | 0.40±0.42 | 0.17±0.24 | 0.066 |
| 87年の更新稚樹高(H ₈₇) | 78.5±23.7 | 41.1±20.1 | <0.001 | 34.7±13.1 | 20.5±10.6 | 0.292 | 57.4±10.8 | 44.3±19.5 | 0.176 | 38.6±23.6 | 23.4±17.6 | 0.062 |
| 87年の相対高(RH ₈₇) | 1.28±0.36 | 0.58±0.40 | <0.001 | 0.62±0.24 | 0.25±0.23 | 0.103 | 0.90±0.18 | 0.67±0.22 | 0.055 | 0.69±0.41 | 0.31±0.18 | 0.002 |
| 90年の植生高(HV ₉₀) | 91.9±18.7 | 94.7±19.6 | 0.427 | 77.2±13.6 | 80.0±10.0 | 0.683 | 96.7±8.7 | 94.3±19.0 | 0.767 | 81.6±17.4 | 18.1 | 0.01 |

表-6.2. 調査終了時(1991年)の稚樹高と、サイズ・刈り取り強度・周囲の植生高との間の相関

| | ウダイカンパ | | ブナ | | ホオノキ | | その他 | |
|------------------------------|--------|--------|--------|--------|---------|-------|--------|--------|
| | 相関係数 | p | 相関係数 | p | 相関係数 | p | 相関係数 | p |
| 84年の更新稚樹高(HJ ₈₄) | 0.408 | 0.001 | 0.546 | 0.001 | 0.8036 | 0.009 | 0.79 | <0.001 |
| 84年の相対高(RH ₈₄) | 0.255 | 0.046 | 0.440 | 0.005 | 0.6107 | 0.081 | 0.708 | <0.001 |
| 累積被刈り取り率(CW) | 0.055 | 0.669 | 0.253 | 0.121 | -0.415 | 0.267 | -0.263 | 0.153 |
| 87年の更新稚樹高(H ₈₇) | 0.711 | <0.001 | 0.776 | <0.001 | 0.1729 | 0.656 | 0.961 | <0.001 |
| 87年の相対高(RH ₈₇) | 0.642 | <0.001 | 0.727 | <0.001 | 0.3238 | 0.395 | 0.887 | <0.001 |
| 90年の植生高(HV ₉₀) | 0.166 | 0.198 | -0.216 | 0.186 | -0.7373 | 0.023 | 0.45 | 0.011 |

て、この時期のホオノキの成長が、植生の繁茂により影響されている様子がうかがわれた。

6.4. 考察

6.4.1. ウダイカンバ稚樹個体群に与える下刈りの影響

下刈り実施期間後半から下刈り終了後にかけての 7 年間の観察より、造林地に進入したウダイカンバが、刈り払いにより稚樹高を抑制されながらも、下刈り期間を通して多くが生残し、下刈り終了後に旺盛な伸長成長を開始することで、若齢のカラマツ造林地に混交していく経過が観察された。調査地に更新したウダイカンバの稚樹個体群の維持において、4 年間の下刈りは大きな阻害要因とはなっていないものと考えられた。調査期間を通して生存した個体の群は、死亡した個体の群より強度な刈り取りを受けており、また、稚樹の年死亡率も、下刈り終了後の方がむしろ高くなることなどが、その理由として挙げられる。下刈りによる刈り取りや下刈り期間中のほかの植生による被陰よりも、その後の期間の霜害や被陰によるストレスが、稚樹の生残により強く影響していることが伺われる。また冷温帯においていくつかの広葉樹で確認されている、稚樹の密度に依存した死亡 (e.g. Hett, 1971; Shibata and Nakashizuka, 1995) は認められず、その場の実生の発生環境としての適不適は、その後の生残の良否との間に、特に相関を持たないように考えられた。また、この段階での主たる死亡要因として推定されるのは他の植生による被陰であり、そこではウダイカンバ同種個体の密度は大きな意味をもたなかったのであろう。しかし、調査期間が、密度、死亡率共に最も高くなる当年生あるいは 1 年生の段階 (Osumi and Sakurai, 1997) を欠いているため、断定はできない。下刈りによる刈り取り強度は、その後の伸長成長にも、影響を与えていないようであった。これは、稚樹のうち刈り取りをより強く受けるような個体は、そもそも樹高が高く毎年の萌芽成長量も大きい、成長力の高い個体であることによるものと考えられる。

長谷川 (1998) は富山県下において、スギの若齢造林地に進入したウダイカンバの稚樹個体群の消長を追跡し、本研究と同様に、多数の個体が下刈り終了後旺盛な伸長成長を再開することで、造林地に混交していく様子を報告している。そして、ウダイカンバの下刈り期の死亡率がそれ以降よりも高いことから、刈り取りがウダイカンバの稚樹に死亡圧として働いている可能性を指摘した。そしてその原因は、渡辺ほか (1992) が指摘したように、ウダイカンバでは潜伏芽が萌芽の起源として機能しないことにあると考え、それを実証している。それによれば、主幹に潜伏芽を維持しないウダイカンバは、刈り取られた後の萌芽をもっぱら側芽の伸長に頼っているため、樹幹下部の側芽が消滅してしまった部位で刈り取られたウダイカンバは死亡すると説明される。北上山地のウダイカンバについても、同様に潜伏芽からの萌芽が見られないことが観察されている (大住、未発表資料)。しかしながら、本調査地では下刈りが高い死亡圧とならなかった。その理由としては、本調査地のようなカラマツ造林地では、下刈り期間が 4 年間で終了し、長谷川が扱ったスギ

林に較べて短いことや、両調査地の間の樹高成長量の違いなどにより、この時期には、まだ樹幹下部や下部の枝に、側芽が残存していたためであろうと推測される。

下刈り終了後ほぼ 6 年後の最終調査時まで生残したウダイカンバの個体の内、より大きな樹高に到達していたものは、更新初期の下刈り期間中や下刈り終了直後において、常に大きなサイズを維持し、他の植生からの被圧が相対的に少なかったと考えられる個体であった。つまり、下刈りにより刈り払いを受けるようなサイズや伸長成長の大きい個体が、刈り払いを受けながらも、その後の旺盛な成長により優勢な個体となり、混交していったのであろう。

6.4.2. ブナ、ホオノキの稚樹個体群の消長

本調査地における他の主要な進入広葉樹としては、ブナとホオノキが挙げられる。ブナにおいても既報の観察と一致して（前田ら，1985）、刈り取りが稚樹の生死や上長成長に大きな影響を与えないことが観察された。また、更新初期から樹高の大きな個体が、その後も大きな樹高を維持していたことなど、ウダイカンバと同様な傾向が見られた。しかし、上長成長は持続しているものの小さく、最終調査時の樹高は、ウダイカンバの半分以下、植栽されたカラマツの 1/4 程度にとどまっていた。さらに、このような樹高では周囲の平均植生高を抜け出していないため、ブナ稚樹の多くでは、被陰を受けた状態が継続しているものと考えられた。しかしながら死亡率は極めて低く、このことは、このブナの稚樹が高い耐陰性を持つこと（野本，1956；丸山，1991）を示している。この調査地において、ブナ稚樹がウダイカンバについて多く進入していること、現段階では死亡率がウダイカンバよりも低いことを考えると、将来、ブナも主要な構成種となってカラマツに混交していく可能性があるだろう。

ホオノキでも、調査期間の稚樹の消長に刈り払いの影響は観察されなかった。年死亡率は、むしろ下刈り終了後高くなる傾向があった。樹高成長がブナと類似して小さいため、下刈り終了後周囲の植生高が上昇する中で、被圧状態から抜け出せない個体が多く、しかし、耐陰性はブナように高くないため（小池，1988）、死亡率が高くなっていくものと考えられた。

本研究の結果では、カラマツ造林地に進入したウダイカンバ稚樹個体群にとって、カラマツの保育を目的とした下刈りは、阻害的には働いていなかったと考えられた。しかし刈り取りがウダイカンバの優占を促進するかどうかは、対照区を欠く本研究では検討できなかった。長谷川（1991；1998）が指摘したように、刈り取りに対する応答は、萌芽についての種特性と、刈り取りの様式の組み合わせにより決まるものと思われ、同一種でも下刈りの仕様により異なった結果が生まれることが予想される。このように、下刈りは将来の林分構造を制御する可能性を持つので、その効果を十分に発揮させるためには、対象とする樹種の種生態についての十分な理解を得ておくことが必要である。

7. 結論

7.1. 立地に強く結びついた更新初期課程

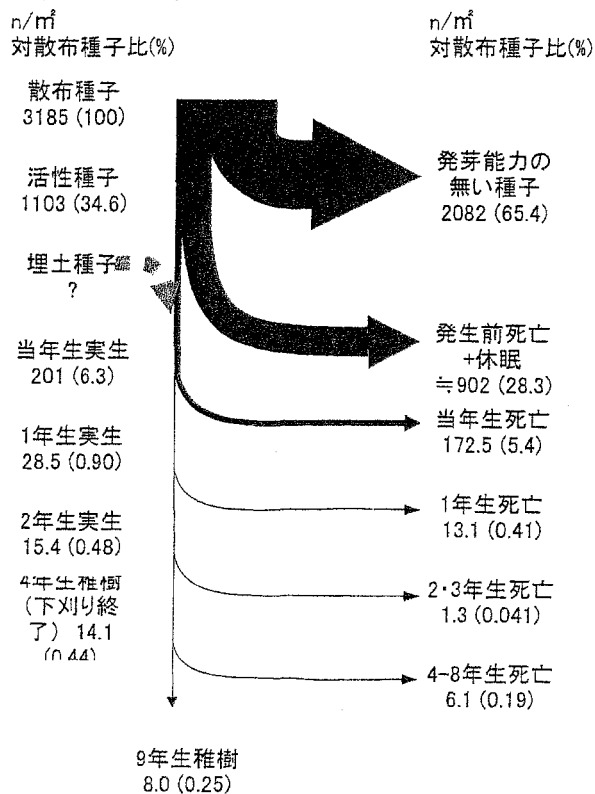
ウダイカンバは小型の種子を多産し、広い範囲に種子の風散布を行う。しかし散布された種子が実生の定着にいたる率はきわめて低く、本研究の事例からの試算では、地表の掻き起こしが行なわれていない通常のカラマツ新植地で、豊作年に散布された種子が実生の発生に至る率は約 2% であり、芽生えた実生が 1 年間生存する割合は、その 1/10 であった (図-7.1.)。さらに、下層植生を抜け出して林冠層を形成し始める 9 年生の稚樹にまで育つ個体は、散布された種子の 0.05% にすぎない。散布された種子の発芽活性を考慮しても、9 年生まで生残したものは、発芽活性のある散布種子の 0.12% に留まっている。このように造林地に進入するウダイカンバは、更新初期に大変大きな死亡圧を受けていた。

更新初期過程でウダイカンバがこのように大きな死亡を受けつつも、一部が生残し、また、造林地などに進入していく機構は、観察より以下のように要約できた。実生の発生の段階では、散布された種子は林冠による被陰の有無そのものには影響を受けずに発芽するものの、リターが堆積して鉾質土壌が露出していないところでは、実生の発生が低く押さえられていた。伐採から地拵え、植付け、下刈りに至る一連の造林作業は、林冠および地表の攪乱を引き起こし、リター層の被覆率を低下させ他の植生量も減少させる。その結果、新植地は一時的に、ウダイカンバに好適な更新サイトを提供する。一方、林冠下では、新植地に比べてリターの被覆率が高いため、結果として実生の発生は少なくなっているものと考えられた。発生したウダイカンバの実生の死亡率は、極めて高いものであった。この段階では実生の発生の段階とは異なり、死亡率は被陰に強く影響を受け、林冠下で疎開地よりも高くなっていた。逆に、リター層の有無は実生の死亡率には影響を与えていなかった。以上のことから、ウダイカンバは、閉鎖林冠下においては、高いリターの被覆率の影響で実生の発生数が少なく、また、発生後の実生の死亡率が高いために実生バンクを形成しないこと、そして、その一方で、疎開地で地表攪乱を受けた場所を、更新の好適立地としていることが確認された。

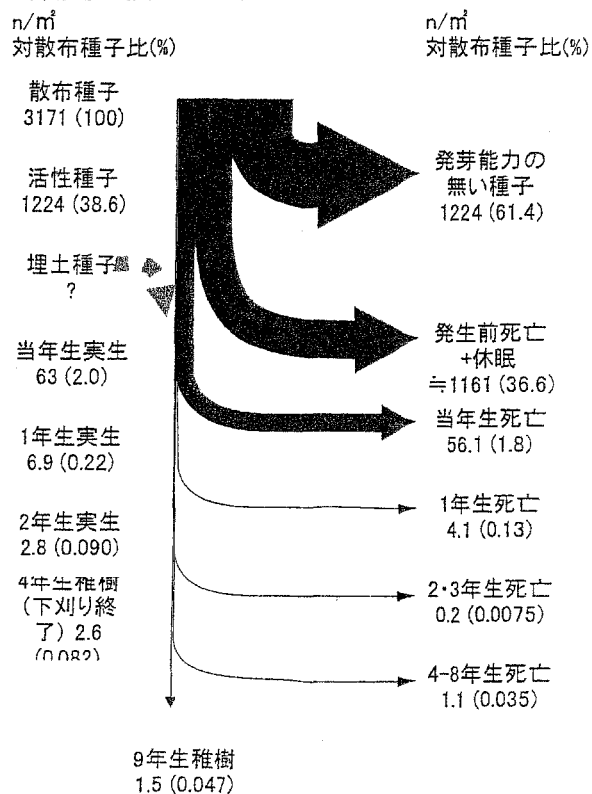
実生段階での死亡要因は多様であった。主なものは更新サイトの立地条件の違いをとおして乾燥、寒害と衰弱であり、それらによる死亡の発生は、それぞれの年の気候により変化していた。そのため、実生の年死亡率と各死亡要因の発生は、同じ立地条件の間でも、大きな時間的、空間的なばらつきを持っていたが、結果としては、恒常的に高い死亡率が実生にもたらされていた。乾燥や凍上など、多様な死亡要因の多くは、ウダイカンバの実生が小型で根系が貧弱なことに関連していた。

このように、ウダイカンバは種子が小型なために、実生の初期サイズは小さく制限され、結果として高い死亡率と更新サイトの制限を甘受していた。ウダイカンバは、小型の種子サイズと引き換えに多産性と高い種子散布能力を実現していて、これらの特性によりカラ

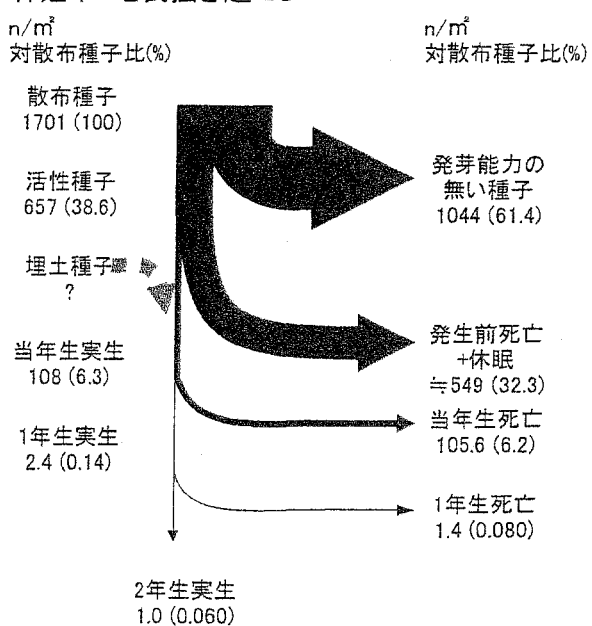
豊作年
疎開地-地表掻き起こし



豊作年
疎開地-地表処理無し



豊作年
林冠下-地表掻き起こし



豊作年
林冠下-地表処理無し

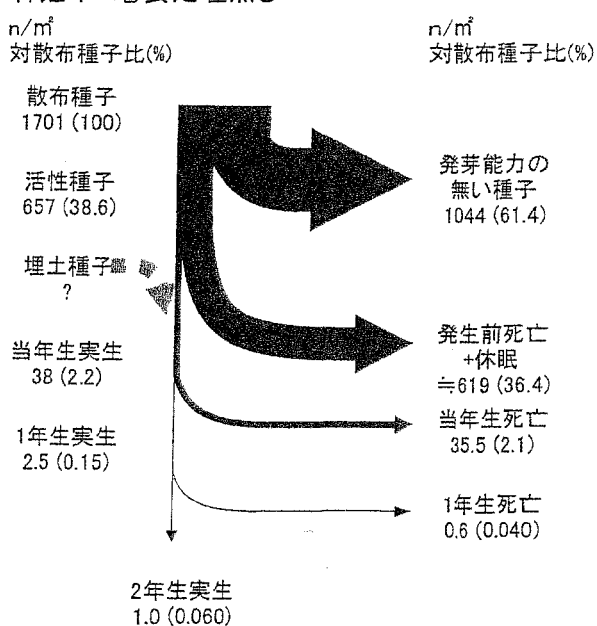


図-7.1. 豊作年に散布された種子の運命

マツ造林地に広く進入し、高い死亡率にもかかわらず多くの実生が生残していく様子がしばしば観察されている (e.g. 上田ほか, 1984; 藤原・菊地, 1987; 田村ほか, 1988; 山崎, 1990)。造林地へのウダイカンバの進入を助けるもう一つの要因は、ウダイカンバの恒常的埋土種子バンクの形成能力にある。調査地では、実生の発生量は前年の散布種子供給量に概ね比例していたが、リター層を除去した地表処理の翌年には、散布された発芽活性のある種子数を上回る多数の実生が発生した。これは埋土種子に由来するものと考えられた。実際に土壤中から埋土種子も検出され、また6年間の人工的な埋土試験によっても、ウダイカンバの発芽率は初期の50%以上を保っていた。人工林施業における一連の造林作業は土壌攪乱を伴うが、これはウダイカンバに好適な更新立地を供給すると同時に、埋土種子の地表への暴露にも貢献しているであろう。植栽木の保育としての下刈りと、下刈りによる折損は、進入したウダイカンバの生残と成長を阻害していなかった。そして高い上長成長により、ウダイカンバは造林地に混交していくものと予想された。

本研究で記述した、多産性により、種子や実生の多くが死亡しながらも、一部が攪乱により形成された更新好適立地への定着に成功し、旺盛な初期成長により優占していくという更新パターンは、様々な先駆的な植物種で広く知られていることである (Harper, 1977)。しかしながら、そのような、多くの実生が発生し、その大半は死亡しながら一部が生残してその場に優占していくという現象の、具体的な過程、要因、機構について、樹木種においては、十分な検討が行われてきたわけではない。本研究では、ウダイカンバを素材に、実生の発生と死亡の詳細な過程を野外観察により明らかにし、先駆的な更新様式の結果として、ウダイカンバの更新立地が限定されていく機構を、具体的に解析することができた。また、森林施業における造林作業が作り出す環境が、ウダイカンバの更新立地として機能する仕組みも明らかにできた。

7.2. 土地利用に影響された景観スケールでの分布

上記の一連の結果によれば、ウダイカンバの更新に必要な立地条件は単純である。疎開地で光条件が十分であり、鉾質土壌が露出した発芽床さえ供給されれば、容易に天然更新が期待できると考えられる。しかし実際には、研究対象とした北上山地中北部で、満遍なくウダイカンバの更新が観察されるわけではない。北上山地においても北海道においても、ウダイカンバ二次林が成立する同一地域内に、ウダイカンバを欠き、シラカンバなどが優占する二次林も広く見られるのである。

では、なぜ更新立地とそれに対する個体の生理的な反応のみでは、ウダイカンバの更新が十分に説明できないのであろうか。本研究のうち、ここまでの総括した部分も含め、更新に関する既存の研究の多くは、当然の事ながら更新が現に発生している場所を対象にし、かつ、狭いスケールの中で行われてきた。しかし、ウダイカンバの地域の生態系内における地位を明らかにするためには、逆に、更新が発生しない場所はどこか、あるいは、近縁のシラカンバの更新サイトとは立地がどう違うのか、といったことも解明しておかねば

ならない。森林施業のための情報としても、更新が期待できる場所を明らかにしておくことは必要である。そのために、より広い景観スケールでのウダイカンバ個体群の維持機構も、更新初期過程以外の生活史も参照しながら、同属近縁種であるシラカンバと比較しつつ解析した。

現在のウダイカンバとシラカンバの分布を、景観スケール(>10000ha)で調査し、各種の自然のおよび社会的立地条件と比較したところ、標高や傾斜、地形などの自然的な立地要因よりも、過去の土地利用形態という社会的な立地要因と強く相関を持っていた。ウダイカンバは、過去にブナが優占する天然林を伐採した跡地に、またシラカンバは、過去の草地の跡地に多く出現していた。天然林と草地の二つの土地利用においては攪乱体制が大きく異なり、ブナが優占するような天然林では、倒木によるギャップ形成のような小規模、かつ比較的長い再来期間を持つ攪乱が、草地においては、火入れのような大規模かつ頻繁な攪乱が中心であったと推定された。ウダイカンバとシラカンバ両種の種特性を、生活史上の各ステージについて比較したところ、埋土種子バンクの形成、萌芽能力、繁殖開始齢、林冠層に達した個体の寿命に、統計的に有意な差が検出された。

過去の攪乱体制と両種の生活史特性について明らかになった知見より、両種の分布は次のような機構と過程によって形成されてきたものと解釈された。攪乱の頻度が低く、林冠が閉鎖した天然林においては、親個体の寿命が長く、また持続的な埋土種子バンクを形成できるウダイカンバが、長い再来期間において出現する次の攪乱を待つことができるので、より個体群を維持しやすいであろう。しかしシラカンバは、短命で埋土種子バンク形成の力も低いいため、次の更新の機会を待つことは難しく、やがて個体群は消滅していくであろう。一方、攪乱が頻繁で、更新した個体も短命で死亡することが多いと予想される草地では、繁殖開始齢が早く萌芽能力も高いシラカンバが個体群存続に有利であると考えられるだろう。しかしウダイカンバは、繁殖開始まで長い時間を要すること、萌芽能力が低いことから、ここでは、個体群の存続が難しいだろう。

本研究により、このような景観スケールで起こる過程を想定したことで、現在のウダイカンバとシラカンバの分布を、過去の土地利用に強く制限された結果の現象として、説明できるようになった。そして、過去の天然林跡地、草地跡地それぞれに、ウダイカンバ、シラカンバ両種の母樹が偏在し、種子の供給もその周辺に限定されていると考えることにより、同一地域においても両種の更新が一樣に起きないことの解釈が可能になった。また、ウダイカンバとシラカンバを材料として、共に類似した先駆的な更新を行う同属種が、いくつかの生活史特性の相違により異なったニッチと分布パターンを実現する仕組みを明らかにしたが、このことは、この地域の種の多様性についてのより深い理解に貢献するだろう。

7.3. 施業上の留意点

1960年代以降、北上山地において大規模に進められた天然林の皆伐と拡大造林という

一連の過程は、ウダイカンバにとっては、種子供給がある程度保証された地域で、一回性の低い頻度の攪乱により、広大な更新好適立地が供給されたことを意味する。このことは必然的にウダイカンバ二次林の成立を促進する役割を果たし、現在、北上山地に広範に見られるカラマツ人工林へのウダイカンバの混交を生ぜしめてきたと考えられる。

しかし、前述のように、このようなウダイカンバの更新はどこでも起きるわけではなく、更新を期待する場合は、その場への種子の供給が不可欠である。したがって、過去にブナを主とするような極相的な種構成を持つ天然林が存在しなかった地域では、ウダイカンバが更新する可能性は低いだろう。また、伐採や造林による攪乱、あるいはそれに匹敵する地表処理なしには、良好な更新は期待できない。例えばササが繁茂してしまったような不成績造林地へ、再度の地表処理無しに新たな更新を期待することは難しいだろう。さらに、現在ウダイカンバが進入し混交している造林地において、次代以降もウダイカンバの更新を期待する場合は、種子供給源となる母樹の確保や、埋土種子バンクの潜在量の評価を十分に行うことが必要である。

天然更新を成功させるためには、ウダイカンバのように種子が高い散布能力を持つ先駆的な樹種においても、好適な更新立地の供給と共に、母樹などの種子源の確保は欠かせない。また、特定の場所における更新初期過程の解析のみではなく、より広いスケールで、更新初期過程以外の生活史も参照しながら、個体群の全体的な維持機構を理解しておくことも必要である。

謝 辞

本論文の作成にあたっては、京都大学の菊沢喜八郎教授、岩井吉彌教授、武田博清教授のご指導をいただいた。一連の研究の端緒は、森林総合研究所の桜井尚武氏のご教示によるものであり、また氏には共同研究者としてもご協力をいただいた。森林総合研究所の鈴木和次郎氏には、研究の方針や手法についてご教示をいただいた。本論文内の個別の研究の取りまとめにあたっては、総合地球環境学研究所の中静透教授、名古屋大学の山本進一教授のご批評をいただいた。また秋田県立大学の星崎和彦氏には、統計処理についてのご助言をいただいた。各位に篤く御礼を申し上げるものである。

研究と調査の実施にあたっては、森林総合研究所（旧林業試験場東北支場）の瀬川幸三氏、森麻須夫氏、斎藤勝郎氏、佐藤昭敏氏、山本シゲ子氏、関村和子氏、高野きく子氏らのご支援とご協力をいただいた。東北森林管理局青森分局三陸北部森林管理署（旧青森営林局岩泉営林署、盛岡営林署、川井営林署）とその職員の皆様には、国有林で研究を行うにあたり便宜を図っていただいた。各位に深く感謝申し上げます。

最後に、この間、両親や家族には、激励や、時に野外調査の補助を受けた。併せて感謝の意を表したい。

引用文献

- 阿部信行 (1990) トドマツ人工林に侵入したウダイカンバの樹高成長の予測. 日本林学会北海道支部講演集, 38:192-194.
- Alvarez-Buyella, E.R. and Martinez-Ramos, M. (1990) Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 84:314-325.
- 青森大林区署 (1909) 編成案盛岡事業区施業案. 青森大林区署, 青森.
- 青森営林局 (1985) 盛岡事業区第5次地域施業計画書. 青森営林局, 青森.
- 青森営林局 (1987) 岩泉事業区第5次地域施業計画書. 青森営林局, 青森.
- 青柳正英 (1983) 道有林の掻き起こしの実態. 北方林業, 35:49-53.
- Augspurger, C.K. (1984) Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol.*, 72: 777-795.
- Baker, H.G. (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecol.* 53: 997-1010.
- Barrio, G.del, Alvera, B., Puigdefabregas, J. and Diez, C. (1997) Response of high mountain landscape to topographic variables: Central Pyrenees. *Landscape Ecol.*, 12: 95-115.
- Bazzaz, F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 351-371.
- Beven, K.J., Lamb, R., Quinn, P., Romanowicz, R. and Freer, J. (1995) TOPMODEL, In: Singh, V.P., (Ed.), Computer models of watershed hydrology. Water Resource Publications, Colorado, pp627-668.
- Borchert, M.I., Davis, F.W., Michaelsen, J. and Oyler, L.D. (1989) Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecol.*, 70: 389-404.
- Braun-Blanquet, J. (1964) *Pflanzensoziologie*, Springer-Verlag. Wien. pp.865.
- 千葉信幸 (1979) 人工林に発生したウダイカンバの推移について. 北方林業, 31:39-42.
- Christy, E.J. and Mack, R.N. (1984) Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. *J. Ecol.*, 72: 75-91.
- Davis, F.W. and Goetz, S. (1990) Modeling vegetation pattern using digital terrain data. *Landscape Ecol.*, 4: 69-80.
- Densmore, R.V. and Page, J.C. (1992) Paper birch regeneration on scarified logged areas in southcentral Alaska. *Northern J. Applied For.*, 9: 63-66.
- Facelli, J.M. and Pickett, S.T.A. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.*, 57: 1-32.
- Fenner, M. (1987) Seed characteristics in relation to succession. In: A.J. Gray, M.J.

- Crawley and P.J. Edwards (Editors), *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.113-114.
- Fernandes, D.N. and Sanford, R.L.Jr. (1995) Effects of recent land-use practices on soil nutrients and succession under tropical wet forest in Costa Rica. *Conservation Biology*, 9: 915-922.
- Foster, D.R. (1983) The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador, *Can. J. Bot.*, 61: 2459-2471.
- Foster, D.R. (1992) Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *J. Ecol.*, 80: 753-772.
- Foster, D.R. and King, G.A. (1986) Vegetation pattern and diversity in S.E. Labrador, Canada: *Betula papyrifera* (birch) forest development in relation to fire history and physiography, *J. Ecol.*, 74: 465-483.
- Foster, D.R., Orwig, D.A. and McLachlan, J.S. (1996). Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests, *TREE*, 11: 419-424.
- Foster, D. R., Fluet, M. and Boose, E. R. (1999). Human or natural disturbance: landscape-scale dynamics of the tropical forests of Puerto Rico, *Ecological Applications*, 9: 555-572.
- Fowler, N.L. (1988) What is a safe site? Neighbors, litter, germination, date and patch dynamics. *Ecol.*, 69: 947-961.
- 藤村好子・坂上幸雄・高橋邦秀 (1988) ウダイカンバの苗木の生長に及ぼす庇陰の影響. 第99回日林論, 335-336.
- 藤原勝志・菊地勝郎 (1987) カラマツ造林地内に侵入したウダイカンバの取り扱いについて. 青森営林局業務研究発表集録, 39:23-25.
- Godman, R.M. and Krefting, L.W. (1960) Factors important to yellow birch establishment in Upper Michigan. *Ecol.*, 41:18-28.
- Gomez-Pompa, A., Vazquez-Yanes, C. and Guevara, S. S. (1972) The tropical rain forests: a nonrenewable resource. *Science*, 177:762-765.
- Grandström, A. (1982) Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963. *Can. J. Bot.*, 60:1815-1821.
- Gray, A.N. and Spies, T.A. (1997) Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecol.*, 78: 2458-2473.
- Green, D.F. and Johnson, E.A. (1993) Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos*, 67:69-74..
- Grime, J.P. and Jeffery, D.W. (1965) Seedling establishment in vertical gradient of sunlight. *J. Ecol.* 53: 621-642.

- Grubb, P.J., Lee, W.G., Kollmann, J. and Wilson, J.B. (1996) Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *J. Ecol.*, 84:827-840.
- 函館営林局・林業試験場北海道支場 (1968) カンバ類の下種更新—ウダイカンバを主として—。函館営林局。函館。92pp.
- Hamrick, J.L., and Lee, J.M. (1987) Effect of soil surface topography and litter cover on germination, survival and growth of musk thistle (*Cardus nutans*). *Am. J. Bot.*, 74: 451-457.
- 原光好・仙石鐵也・藤森隆郎 (1995) ヒノキ造林地に侵入したウダイカンバとヒノキの二段林の成立過程。森林立地, 37:89-93.
- Hara, M. (1983) A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. *Ecol. Rev. Sendai*, 20: 115-129.
- Harper, J.L. (1977) Population biology of plants. Academic Press, New York.
- Harvey, B.D. and Bergeron, Y. (1989) Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 19: 1458-1469.
- 長谷川幹夫 (1992) スギ不成績造林地での下刈り, 除伐が広葉樹の定着に与える影響。日林誌, 73: 375-379.
- 長谷川幹夫 (1997) 造林地での地拵え, 植栽が形成する発芽床の特性。中森研, 45:115-116.
- 長谷川幹夫 (1998) 多雪地のスギ造林地に侵入したウダイカンバの消長に及ぼす下刈り, 除伐の影響。日本林学会誌, 80: 223-228.
- 橋詰昭一 (1991) ウダイカンバ二次林の間伐。北方林業, 511:268-269.
- 畠山剛 (1989) 縄文人の食生活。彩流社, 東京, pp.333.
- Hett, J.M. (1971) A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. *Ecology*, 52: 1071-1074.
- Hewitt, N. (1998) Seed size and shade-tolerance; a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, 101: 299-309.
- Hong, S., Nakagoshi, N. and Kamada, M., (1995) Human impacts on pine-dominated vegetation in landscapes in Korea and western Japan. *Vegetatio*, 116: 161-172.
- 北方林業会 (1982) 林業技術者必携 上巻。北方林業会, 188pp.
- Houle, G. (1992) The reproductive ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in the Tantare Ecological reserve. *J. Ecol.*, 80:611-623.
- Houle, G. (1994) Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species - *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. *J. Ecol.*, 82: 39-53.
- Houle, G. (1998) Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecol.*, 79: 807-818.

- Houle, G. and Payette, S. (1990) Seed dynamics of *Betula alleghaniensis* in a deciduous forest in north-eastern North America. *J. Ecol.*, 78:677-690.
- Howe, H.F. and Kerckhove, G.A.V. (1980) Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science*, 210: 925-927.
- Hutnik, R.J. (1952) Reproduction on windfalls in a northern hardwood stand. *J. For.*, 50:693-694.
- 今田敬一・玉利長三郎. (1955) シラカンバ、ウダイカンバの光発芽. *日林論*, 64:190-191.
- 今田盛生 (1972) ミズナラの構造材作業法に関する研究. *九州大学演習林報告*, 45: 81-226.
- 今井次雄・広沢経光・伊木清 (1981) トドマツ人工林に侵入したウダイカンバの生育と造林地の保育について. *北海道営林局業務研究発表集録*, 26:97-105.
- 犬飼浩・高田功一・佐藤烈・宍戸憲治・高橋範和・福士憲司・山本博一 (1995) ウダイカンバ二次林優良木育成試験地択伐後5年間の成長. *日林北支講*, 43:104-106.
- 猪瀬光雄・小木和彦・佐野真・眞邊昭(1990) カンバ類3種の上層樹高の成長解析, *日林北支講*, 38: 198-199.
- 猪瀬光雄・小木和彦・佐野真・小林文男 (1991) 他樹種の混交率の差異によるウダイカンバ林の本数と材積. *日林北支講*, 39:125-127.
- 石塚成宏・河室公康・南浩史 (1999) 黒色土および褐色森林土腐植の炭素安定同位体分析による給源植物の推定—八甲田山南山麓における事例—. *第四紀研究*, 38: 85-92.
- 石塚森吉・佐藤明・鮫島惇一郎 (1982) 筋刈り造林地におけるウダイカンバの発生環境. *日林北支講*, 31:209-211.
- 石塚森吉・佐藤明・管原セツ子 (1985) 筋刈造林地に更新したウダイカンバの立地と生長. *日林北支演*, 34:98-100.
- 伊藤道夫・岸本英昌・池田善市・浅野達也 (1992) 地がきと植栽を併用した更新方法について. *平成3年度北海道営林局業務研究集録*, 70-74.
- 岩田悦行(1971) 北上山地の二次植生・特に草地植生に関する生態学的研究. *岐阜大学農学部研究報告*, 30: 288-430.
- 岩手県 (1963) 岩手県史第5巻. 杜陵印刷, 盛岡. p.1046-1084.
- Janssen, J.G.M. (1975) A simple clustering procedure for preliminary classification of very large sets of phytosociological releves. *Veget.*, 30: 67-71.
- Jarvis, J.M. (1957) Cutting and seedbed preparation to regenerate yellow birch, Haliburton County, Ontario. Canada Dept. Northern Affairs & National Resources, For. Res. Div. Tech. Note, 53. 17pp.
- 鎌田磨人・中越信和 (1990) 農山村数編の1960年代以降における二次植生の分布構造とその変遷. *日本生態学会誌*, 40: 13-150.
- 紙谷智彦 (1987) 薪炭林としての伐採周期の違いがブナ・ミズナラ二次林の再生後の樹種構成におよぼす影響. *日本林学会誌*, 69: 29-32

- 紙谷智彦 (1993) 豪雪ブナ林地帯における薪炭林再生過程に関する生態学的研究. 新潟大学農学部紀要, 30: 1-108.
- 狩野光広・小見山章 (1994) シラカンバ林の林分構造と更新特性. 日本林学会中部支部講演集, 42:45-46.
- 狩野光広・小見山章 (1995) シラカンバ林分の経時変化. 日本林学会中部支部論文集, 43: 67-68.
- 加納春平・村里正八・村井毅 (1982) 北上山地における草地立地の研究 第3報 袖山地区及び貞任・和山地区におけるシバ型野草地の立地特性. 東北農業試験場研究報告, 66: 37-51.
- 片岡寛純 (1982) ブナ林の保続. 農林出版, 東京. 135pp.
- Kawamuro, K. and Torii, A. (1986) Past vegetation on volcanic ash forest soil. I. Pollen analysis of the black soils, brown forest soils and podzolic soil in the Hakkoda mountains, Bull. For. For. Prod. Res. Inst. (Japan). 337: 69-89.
- 菊沢喜八郎 (1983) 北海道の広葉樹林. 北海道造林振興協会, 札幌. 152pp.
- 経済企画庁地域振興局 (1974) 土壌分類図03-岩手県-. 経済企画庁, 東京.
- Kinnaird, J.W. (1974) Effect of site conditions on the regeneration of birch (*Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.). J. Ecol., 62:467-472.
- 北田憲二 (1993) 森林総合研究所累計気象年報. 森林総合研究所東北支所年報. 34:79-92.
- 小谷二郎・矢田豊 (1989) 多雪地帯における不成績造林地の改良に関する研究 (Ⅱ) - 放置されたスギ造林地の林分構造および広葉樹の生育状況 -. 日林論, 100:257-258.
- Koike, T. and Sakagami, Y. (1985) Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platiphylla* var. *japonica*. Can. J. For. Res., 15: 631-635.
- 小池孝良 (1987) 北海道天然生林の落葉広葉樹の光合成特性に関する環境生理学的研究. 名古屋大学農学博士論文, 168pp.
- 小池孝良 (1988) 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその成長に伴う変化. 林木の育種, 148:19-23.
- 国土地理院 (1999) 数値地図50mメッシュ (標高) 日本ーⅡ. 国土地理院, つくば.
- 小水内正明 (1972) ダケカンバ、シラカンバの発芽に関する一実験. 生態学会誌, 22: 19-23.
- 草下正夫 (1968) 林地地床群落とその遷移. 雑草研究. 7:12-16.
- Law, R., Bradshaw, A.D. and Putwine, P.D. (1977) Life history variation in *Poa annua*, Evolution, 31:233-246.
- Leishman, M.R. and Westoby, M. (1994) The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. Fun. Ecol., 8: 205-214.
- Linteau, A. (1948) Factors affecting germination and early survival of yellow birch

- (*Betula lenta* Michx.) in Quebec. For. Chr., 24:27- 86.
- 前田禎三・宮川清・谷本丈夫 (1985) 新潟県五味沢におけるブナ林の植生と跡地更新ースギ造林地の成績とブナの天然更新の提案ー. 林試研報, 333: 123-171.
- Marks, P.L. (1974) The role of pincherry (*Prunus pennsylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. Ecol. Monogr., 44:73-88.
- Marks, P.L. (1983) On the origine of the field plants of the northeastern United States. Ame. Natur., 122:210-28.
- Marquis, D.A. (1975) Seed storage and germination under northern hardwood forests. Can. Jr. For. Res., 5:478-484.
- Marquis, D.A., Bjorkbom, J. C. and Yelenosky, G. (1964) Effect of seedbed condition and light exposure on paper birch regeneration. J. For., 62:876-881.
- 丸山幸平 (1991) ブナの生理、生態的性質. (村井宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏編. ブナ林の自然環境と保全). ソフトサイエンス社. 東京, p70-82.
- McGraw, J.B. and Vavrek, C. (1989) Buried viable eeds in arctic and alpine communities. In: M.A. Leck, V.T. Parker and R. L. Simpson (Editors), Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego, pp.123-147.
- Milton, K., Windsor, D.M. and Morrison, D.W. (1982) Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. Ecol., 63:752-762.
- 水井憲夫 (1990) 林床に2年間埋土した広葉樹種子の発芽力. 日林北支講, 38: 38-40.
- 水井憲夫 (1991) 種子重ー種子数関係を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分. 日林誌, 73:258-263.
- 水井憲雄 (1990) 種子の供給からみたカンバ類の更新機会. 光珠内季報, 78: 5-8.
- Motzkin, G., Foster, D.R., Allen, A., Harrod, J. and Boone, R. (1996) Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. Ecol. Mong, 66: 345-365.
- 村井英夫. (1970) カンバ類ー主としてダケカンバの天然下種および人工下種更新施業の実際. (中野実・村井英夫編. 造林樹種の特性 前編 カンバ類の更新 北方林業叢書46). 北方林業会. 札幌, 118pp.
- 村上雄秀 (1987) 崩壊地・伐採跡地植生, 宮脇昭編, 日本植生誌東北. 至文堂, 東京, p174-178.
- Murdoch, A.J. and Ellis, R.H. (1992) Longivity, viability and dormancy. In: M. Fenner (Editor), Seeds The ecology of regeneration in plant communities. C.A.B. International, Wallingford, pp.193-229.
- Murray, K.G. (1988) Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecol. Monog., 58:271-298.
- Mustart, P.J. and Cowling, R.M. (1992) Seed size : phylogeny and adaptation in two

- closely related Proteaceae species-pairs. *Oecologia*, 91: 292-295.
- Nagaike, T. and Kamitani, T. (1997) Factors affecting changes in a landscape structure dominated by both primary and coppice forests in the *Fagus crenata* forest region of central Japan. *J. For. Res.*, 2: 193-198.
- Nagata, H. and Black, M. (1977) Phytochrome-chilling interaction in the control of seed dormancy of *Betula maximowicziana* Regel. *日林誌*, 59:368-371.
- 内藤俊彦・飯泉茂 (1987) 東北地方における林野火災と植生, 宮脇昭編, 日本植生誌東北. 至文堂, 東京, p138-143.
- 中野実・村井英夫編 (1970) 造林樹種の特性 前編 カンバ類の更新 北方林業叢書46). 北方林業会. 札幌, 118pp.
- Nakashizuka, T. (1987) Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio*, 69:169-175.
- Nakashizuka, T., Iida, S., Masaki, T., Shibata, M. and Tanaka, H. (1995) Evaluating increased fitness through dispersal: A comparative study on tree populations in a temperate forest, Japan. *Ecoscience*, 2: 245-251.
- Niiyama, K. (1990) The role of seed dispersal and seeding traits in colonization and coexistence of *Salix* species. *Ecological research*, 5:317-331.
- 新山馨 (1995) ヤナギ科植物の生活史特性と河川環境. *日本生態学会誌*, 45:301-306.
- 野本宣夫 (1956) ブナ、ミズナラ林における遷移過程の解析. *日本生態学会誌*, 6:102-107.
- 大井次三郎 (1965) *日本植物誌*. 至文堂, 東京, 1566pp.
- 岡恵介 (1990) 自給性を維持してきた山村の生活原理: 岩手県岩泉町安家地区. Kakeya, M., 編, 白神山地ブナ帯域における基層文化の生態的研究. 弘前大学, 弘前, pp. 231-259.
- 遠軽営林署 (1986) ウダイカンバ主体の広葉樹高品質材生産林. *北方林業*, 444:22-26.
- Osumi, K., and Sakurai, S. (1997) Seedling emergence of *Betula maximowicziana* following human disturbance and the role of buried viable seeds. *For. Ecol. Mang.*, 93: 235-243.
- Osumi, K. and Sakurai, S. (in printing) The unstable fate of seedlings of the small-seeded pioneer tree species, *Betula maximowicziana*. *For. Ecol. Mang.*, XX: XXX-XXX.
- 大住克博・桜井尚武・斎藤勝郎 (1985) ウダイカンバ二次林の更新過程 (I) 新植地に侵入したウダイカンバの分散構造と生長. 第96回日林論, 359-360.
- 大住克博・桜井尚武・森麻須夫・斎藤勝郎 (1986a) ウダイカンバ二次林の更新過程について (II) - 若齢林の林分構造と生長経過 -. 第97回日林論, 323-324.
- 大住克博・桜井尚武・森麻須夫 (1986b) 北上山地産カンバ類の種子について. *日林東北支誌*, 38: 139-141.
- Osunkoya, O.O., Ash, J.E., Graham, A.W. and Hopkins, M.S. (1993) Growth of tree

- seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia. *J. Trop. Ecol.* 9: 1-18.
- Parker, V.T., Simpson, R.L. and Leck, M.A. (1989) Pattern and process in dynamics of seed banks. In: M.A. Leck, V.T. Parker and R.L. Simpson (Editors), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, pp.367-384.
- Perala, D.A., and Alm, A.A. (1990) Regeneration silviculture of birch: a review. *For. Ecol. Mang.*, 32: 39-77.
- Putz, F.E. and Appanah, B. (1987) Buried seeds, newly dispersed seeds and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica*, 19:326-339.
- Quinn, P.F., Beven, K.J., Chevallier, P. and Planchon, O. (1991) The prediction of hillslope flow paths for distributed hydrological modeling using digital terrain models. *Hydrological Processes*, 5: 59-79.
- Quinn, P.F., Beven, K.J. and Lamb, R. (1995) The $\ln(a/\tan b)$ index: how to calculate it and how to use it within the TOPMODEL framework. *Hydrological Processes*, 9: 161-182.
- 陸地測量部 (1912). 五万分の一地形図. 大日本帝国陸地測量部, 東京.
- Roberge, M.R. (1977) Influence of cutting methods on natural and artificial regeneration of yellow birch in Quebec northern hardwoods. *Can. J. For. Res.*, 7: 175-182.
- 阪上俊郎 (1984) ブナ林伐採跡地の更新 (I) —スギ不成績造林地に成立したウダイカンバ林について. *日林中支講*, 32: 155-158.
- 佐々木忠兵衛 (1985) 道央における数種の広葉樹の結実豊凶の周期. *北海道の林木育種*, 28:20-25
- 佐々木忠兵衛・渡邊定元・倉橋昭夫 (1990) 北海道産カンバ類3種のとりまき及び埋土種子の発芽特性. *北海道の林木育種*, 33:29-32.
- 佐瀬隆・近藤錬三・井上克弘 (1990) 岩手山麓における最近13,000年間の火山灰土壌の植生環境—火山灰層の植物珪酸体分析—. *ペドロジスト*, 34: 15-30
- 清和研二 (1994) 落葉広葉樹の定着に及ぼす種子サイズと稚樹のフェノロジーの影響. *北海道道立林試研報*, 31: 1-68.
- Seiwa, K. and Kikuzawa, K. (1991) Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Canadian J. Bot.*, 69:532-538.
- Shibata, M. and Nakashizuka, T. (1995) Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 76:1099-1108.
- Spies, T.A. and Franklin, J.F. (1996) The diversity and management of old-growth forests. In: Szaro, R. and Johnston, D., (Eds.), *Biodiversity in managed landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 235-248.

- Streng, D.R., Glitzenstein, J.S. and Harcombe, P.A. (1989) Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecol. Monog.* 59: 177-204.
- 菅原亀悦 (1987) 岩手県の植生, 宮脇昭編, 日本植生誌東北. 至文堂, 東京, p451-461
- 鈴木, S. (1988). 日本植生誌 Vol. 9 北海道. 宮脇昭編, 日本植生誌. 至文堂, 東京, 563pp.
- Swaine, M.D. and Whitmore, T.C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75:81-86.
- Sydes, C. and Grime, J.P. (1981) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *J. Ecol.*, 69: 237-248.
- Tabata, H. (1964) Vessel element of Japanese birches as viewed from ecology and evolution. *Physiology and Ecology*, 12 : 7-16.
- Tabata, H. (1966) A contribution to the biology of Japanese birches. *Mem. Coll. Sic. Kyoto Univ-B.*, 32:239-271.
- 竹内亮 (1966) 高冷地落葉広葉樹林の天然更新の一方法. 林業技術, 283:11-14.
- 滝谷美香・寺澤和彦・梅木清 (1997) ウダイカンバの個体の成長・形態に及ぼす間伐の影響. 日林北支論, 45:67-70.
- 田村英雄・二村衛・古幡勝利 (1988) カラマツ, ウダイカンバ併育林分の取扱い. 昭和62年度長野営林局業務研究発表集. 長野営林局, 長野, 70-73
- 丹下健・鈴木祐紀・八木久義・佐々木恵彦・南方康 (1993) 雑草木の刈り払い方法が植栽木の成長に与える影響. 日林誌, 75: 416-423.
- 谷本丈夫 (1982) 造林地における下刈, 除伐, つる切りに関する基礎的研究 (1) スギ幼齢造林地におけるスギと雑草木の生長. 林試研報, 320: 53-121.
- 谷本丈夫 (1979) 造林地における下刈, 除伐, つる切りの役割. 遺伝, 33: 39-47.
- Thompson, K. and Grime, J.P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, 67:893-921.
- 陶山佳久・中村徹 (1988) アカマツ人工林におけるアカマツ当年生実生の個体群動態. 日林誌, 70: 510-517.
- 辻隆道 (1965) 標準功程表, 坂口勝美・伊藤清三編, 造林ハンドブック. 養賢堂, 東京, p845-901.
- 内田煌二 (1970) シラカンバの発芽ー覆土の厚さについて. 第81回日林講, 172-173.
- 上田俊夫・石黒秀雄・高木弘・村中昭雄・三浦直樹 (1984) ウダイカンバ天然更新の育成施業試験について. 旭川営林支局業務研究発表集録, 30:8-13.
- Venable, D.L. and Brown, J.S. (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.*, 131: 360-384.
- 渡邊定元 (1970) 北海道天然生林のサクセッションのパターンについて I. 北方林業, 261:1-8.

- 渡邊定元 (1985) 北海道天然生林の樹木社会学的研究, 北海道営林局, 札幌. 197pp.
- 渡邊定元 (1994) 樹木社会学, 東京大学出版会, 東京. 450pp.
- 渡邊定元・佐藤昭一・芝野伸策 (1992) カンバ類萌芽更新の収量効果. バイオマス変換計画研究報告, 33. 農林水産省農林水産技術会議, 東京.
- Waller, D.M. (1979) Models of mast fruiting in trees. *J. Theor Biol.*, 80:223-232.
- White, M.A. and Mladenoff, D.J. (1994) Old-growth forest landscape transitions from pre-European settlement to present. *Landscape Ecol.*, 9: 191-205
- Winget, C.H. and Kozłowski, T.T. (1965) Yellow birch germination and seedling growth. *For. Sci.*, 11:386-392.
- Woods, K.D. (1984) Patterns of tree replacement: canopy effects on understory pattern in hemlock-northern hardwood forests. *Vegetatio*, 56: 87-107.
- 山口岳広 (2001) 高齢のシラカンバ天然林における腐朽変色被害事例. 日本林学会北海道支部論文集, 49:93-94.
- 山本進一・堤利夫 (1980) ヒノキ人工林における天然性ヒノキ稚樹の個体群動態 (2) 当年生稚樹の死亡要因. 日林誌, 62: 343-349
- 山本進一・堤利夫 (1985) ヒノキ人工林における天然生ヒノキ稚樹の個体群動態 (VI) - 実生の死亡要因とその作用様式の検討 -. 日林誌, 67: 486-494.
- Yamamoto, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102: 93-114.
- 山崎秀春・田中志征 (1990) カラマツ列状植栽地の除伐に当たっての一考察 (ウダイカンバの保残). 前橋営林局業務研究発表集, 34:72-87.
- 柳沢聡雄 (1961) カンバ類のタネについての2、3の調査. 北方林業, 13:77-82.
- 横井秀一・山口清 (1998) 積雪地帯のスギ不成績造林地におけるスギと広葉樹の生育実態. 森林立地, 40:91-96.
- 吉井義次・吉岡邦二・岩田悦行 (1940) 牧野の生態学的研究 (1) 萱野原牧地. 東北帝国大学理学部生態学教室邦文報告, 73: 25-48.
- Zimmerman, J.K., Aide, T.M., Rosario, M., Serrano, M. & Herrera, L. (1995) Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77: 65-76.